

DE
LA VALEUR DES CARACTÈRES ANATOMIQUES
AU POINT DE VUE DE
LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX

TIGE DES COMPOSÉES

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE NANCY

Et soutenue publiquement

LE 31 JUILLET 1884, À 3 HEURES

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR EN MÉDECINE

PAR PAUL VUILLEMIN

Chef des travaux d'histoire naturelle à la Faculté de médecine,
Secrétaire de la Société des sciences de Nancy,
Membre de la Société botanique de France.

PARIS

TYPOGRAPHIE DE A. PARENT, A. DAVY, S.
52, RUE MADAME ET RUE MONSIEUR-LE-PRINCE, 14

—
1884

DE LA VALEUR DES CARACTÈRES ANATOMIQUES

AU POINT DE VUE DE

LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX

TIGE DES COMPOSÉES

DE

LA VALEUR DES CARACTÈRES ANATOMIQUES

AU POINT DE VUE DE

LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX

TIGE DES COMPOSÉES

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE NANCY

Et soutenue publiquement

LE

1884, à 3 HEURES

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR EN MÉDECINE

PAR PAUL VUILLEMIN

Chef des travaux d'histoire naturelle à la Faculté de médecine,

Secrétaire de la Société des sciences de Nancy,

Membre de la Société botanique de France.

PARIS

TYPOGRAPHIE DE A. PARENT, A. DAVY, S^r

52, RUE MADAME ET RUE MONSIEUR-LE-PRINCE, 14

1884

FACULTE DE MEDECINE DE NANCY

Doyen : M. TOURDES, O ✱

Doyen honoraire : M. STOLTZ, C ✱.

Professeurs honoraires : MM. CAILLIOT, ✱. STOLTZ, C ✱. BACH ✱.

	MM.	MM.
Médecine légale.....	TOURDES, O ✱ prof..	
Thérapeutique.....	COZE, ✱, professeur..	
Clinique interne.....	V. PARISOT, ✱, prof.	
Clin. obstétricale et accouchements...	HERRGOTT, ✱, prof.	{ ROUSSEL, ✱, prof. adjoint. E. PARISOT, prof. adjoint.
Pathologie gén. et Pathologie interne.	HECHT, professeur....	DEMANGE, ✱, prof. adjoint.
Physiologie.....	BEAUNIS, ✱, prof....	
Anatomie et Physiol. pathologiques..	FELTZ, ✱, professeur.	
Clinique interne.....	BERNHEIM, prof....	
Clinique externe.....	GROSS, professeur....	
Physique.....	CHARPENTIER, prof.	
Anatomie descriptive.....	LALLEMENT, prof...	
Hygiène.....	POINCARÉ, ✱, prof...	
Médecine opératoire.....	CHRETIEN, professeur.	
Pathologie externe.....	HEYDENREICH, prof.	BÉCHET, professeur adjoint.
Clinique externe.....	N..., professeur.....	
Botan. et Histoire naturelle médicale.	N..., professeur.....	
Histologie.....	N..., professeur.....	
Chimie médicale et Toxicologie.....	N..., professeur.....	

AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM. SPILLMANN.	MM. GARNIER.	MM. BARABAN.
E. DEMANGE.	WEISS.	BAGNERIS.
A. HERGOTT.	SEHMITT.	MACÉ.
	ROHMER.	

M. BONNET, Secrétaire.

Examineurs de la Thèse :

M. TOURDES, *président* ; MM. COZE, BAGNÉRIS, MACÉ.

La Faculté a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui sont présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend ni les approuver ni les imputer.

DE LA
VALEUR DES CARACTÈRES ANATOMIQUES

AU POINT DE VUE DE LA

CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX

TIGE DES COMPOSÉES

INTRODUCTION

***De la place de l'Anatomie végétale parmi
les sciences médicales.***

Le présent travail a pour objet l'étude de la tige des Composées. Nous l'avons entrepris en vue de préciser la valeur de la méthode anatomique au point de vue pratique, et les applications que l'on peut en tirer pour la *détermination des plantes médicinales*.

La botanique médicale se propose essentiellement de dé-

terminer certaines plantes (remèdes, poisons, aliments, falsifications), quels que soient leur forme et leur aspect. La plante est-elle complète, munie de fleurs et de fruits, le problème est simple. Ce cas élémentaire n'est pas habituel. Le plus souvent notre examen porte sur des débris informes, sur des fragments de tiges, de racines, etc. (drogues), ou sur des végétaux à moitié digérés (autopsies médico-légales). La forme extérieure a disparu : la forme intérieure, la structure persistent. Aussi les médecins ont-ils compris depuis longtemps la nécessité de s'adresser aux recherches micrographiques.

De nombreuses publications indiquent la marche à suivre pour distinguer les drogues de leurs falsifications habituelles. Ces travaux contiennent des observations exactes, et peuvent rendre de réels services ; mais les propriétés médicinales communes, une similitude dans l'apparence des fragments préparés ne constituent pas un groupement naturel et ces œuvres manquent forcément de cohésion. Le praticien néglige toutes les particularités un peu délicates. Au lieu de suivre pas à pas l'évolution de chaque caractère, d'en saisir les modifications qui se succèdent par des transitions insensibles dans la série des êtres, il prend un certain nombre de plantes qui n'ont aucun lien entre elles, si ce n'est leur emploi pharmaceutique, emploi lui-même plus ou moins légitime. Le problème est posé de telle sorte que le pharmacologiste ne peut en isoler, en analyser les diverses données : son rôle se borne à enregistrer un certain nombre de faits plus ou moins saillants, mais dont la valeur relative ne lui est pas démontrée. Il ne fait en somme qu'un travail rebutant de mnémotechnie. De plus, et c'est plus grave, si tel caractère n'appartient qu'à une seule des plantes étudiées, rien ne lui prouve qu'il ne s'en

trouvera pas de semblable dans des plantes étrangères à la médecine et qui ont par suite échappé à ses investigations.

Traitée de cette manière, la botanique micrographique appliquée est vouée à la même infériorité que la détermination macroscopique des plantes avant la création des classifications méthodiques. Elle est enfermée dans un cercle vicieux où chaque nouveau caractère employé ne fera qu'augmenter la confusion.

Pour que la micrographie végétale rende tous les services que l'on attend d'elle, il faut que l'anatomiste observe en vue des applications ; que le praticien éclaire les faits complexes qui se présentent à lui à la lumière des lois posées par la science pure. Il s'agit donc de *systématiser* la détermination micrographique des plantes. Il faut arriver à une classification basée sur les caractères de structure intime.

La botanique micrographique comprend deux sciences bien distinctes quoique se prêtant un mutuel secours, l'*histologie* et l'*anatomie*. La première étudie les éléments dans leur structure intime et leur agencement en tissus et appareils. La deuxième envisage la place et la distribution qu'affectent ces éléments groupés en systèmes et en membres pour composer le corps de la plante. L'histologie surtout a été examinée jusqu'à présent au point de vue des applications médicales. Nous nous proposons ici de faire un essai des caractères anatomiques. Nous indiquerons d'abord pourquoi ces caractères ont été ainsi négligés ; cela tient à deux causes : 1^o difficulté de l'observation ; 2^o imperfection des connaissances en anatomie profonde jusqu'à ces dernières années. Nous montrerons ensuite que cette étude est actuellement possible, qu'elle est utile au médecin.

Dans tout travail anatomique, si le système considéré

n'est pas extérieur ou directement visible par transparence, il faut l'isoler, ou du moins, connaissant la situation exacte des portions de ce système à divers niveaux, arriver, en les superposant, à décrire le trajet que suit le système entier dans le corps de la plante. Les procédés correspondant à ces deux manières d'opérer sont, d'une part, la dissection, de l'autre, les coupes. La dissection n'est possible qu'à une condition, c'est que le système considéré possède une structure spéciale et présente une cohésion capable d'en permettre l'isolement. Ce cas est assez ordinaire dans l'anatomie animale. Il existe pourtant, même chez l'homme, des systèmes auxquels la dissection n'est pas applicable. Dans l'encéphale, par exemple, les coupes successives sont seules capables de rendre évidente la marche des racines nerveuses. La dissection, comme le procédé des coupes, est basée sur la différence de structure des éléments ou sur leurs groupements divers dans les systèmes considérés. L'histologie précède donc nécessairement l'anatomie et en constitue la base.

L'anatomie végétale se sert parfois de la dissection, mais ce procédé est presque toujours insuffisant, parfois infidèle. Cela tient : 1° aux variations histologiques au sein d'un même système anatomique ; 2° à l'identité de composition chimique ou de cohésion de systèmes distincts. Les coupes microscopiques sont d'un emploi très général. Les séries de coupes successives sont particulièrement avantageuses.

L'anatomie ayant pour point de départ les connaissances histologiques, on comprend que les mêmes procédés généraux soient applicables aux deux sciences. Ce fait explique aussi pourquoi les applications anatomiques ne pouvaient être tentées avant que l'histologie eût atteint une assez grande perfection. Or, personne n'ignore que l'histologie

fine est de date bien récente, ce qui tient d'une part à l'imperfection des instruments; d'autre part à ce fait, qu'on envisageait les plantes uniquement au point de vue des applications. L'ambition des botanistes se borna longtemps à reconnaître les simples vantés pour quelque vertu curatrice, et comme le disait Rousseau: « comment se serait-on beaucoup occupé de la structure organique d'une substance ou plutôt d'une masse ramifiée qu'on ne songeait qu'à piler dans un mortier? » Aujourd'hui les conditions sont changées. L'histologie, ou du moins cette partie de la science qui, s'adressant à la forme adulte des éléments, sert directement de base à l'anatomie, peut être considérée comme parfaite. Si l'anatomie est moins avancée, les résultats acquis sont assez sûrs pour que l'on puisse s'engager dans cette voie sans risque de s'égarer.

Il est donc possible d'introduire l'anatomie microscopique dans la botanique médicale. Je dis de plus que cette introduction est *utile*, car l'histologie ne constitue pas une base suffisante pour une classification scientifique et naturelle reposant sur les caractères micrographiques.

Toutes les anciennes classifications sont basées sur les caractères anatomiques, mais sur un petit nombre seulement, sur ceux qui frappaient extérieurement et se laissaient aisément constater. La forme et la disposition des tiges, des feuilles, des pièces florales sont des caractères anatomiques; et proposer l'emploi des caractères d'anatomie microscopique dans les classifications, ce n'est pas modifier les principes admis jusqu'à ce jour dans ce genre de travail.

Les caractères que nous venons de mentionner ne sont que la traduction visible de la structure intime, et si les classifications anciennes ont de la valeur, c'est seulement

en raison de la concordance qui existe entre ces deux ordres de caractères. Cette concordance d'ailleurs n'est pas complète. Elle est troublée par les influences de milieu, influences variables selon que la partie considérée est plus ou moins directement en contact avec les agents auxquels la plante doit s'adapter pour vivre. C'est donc dans les systèmes dont les modifications importent le moins à la vie des plantes croissant dans des conditions variées, que la structure nous présentera au plus haut point la fixité nécessaire pour servir de base aux grandes divisions, et en particulier aux familles et aux genres.

Les faits étudiés dans cet ordre d'idées confirment le plus souvent les limites antérieurement admises dans les principaux groupes, ce qui prouve la perspicacité des classificateurs qui, avec un petit nombre de données, étaient arrivés à résoudre, exactement dans bien des cas, le problème si délicat des affinités. Mais ils révèlent aussi quelques relations imprévues; et permettent souvent de trancher des questions litigieuses.

L'application de tous les caractères anatomiques aux classifications est donc légitime et même avantageuse. Si ces caractères sont utiles au point de vue des classifications en général, ils prennent une importance capitale dans les déterminations médicales, puisqu'ils sont souvent, avec les données de l'histologie, les seuls à notre disposition. — L'histologie offre des caractères plus variables dans les cas particuliers, permettant mieux de *distinguer* entre elles des espèces voisines *déjà connues*, mais non pas de *déterminer* la place d'une espèce *quelconque* dans les classifications. Les caractères histologiques ne sont pas susceptibles d'être groupés, ils sont trop adaptationnels. Les caractères anatomiques suppléent aux formes extérieures,

mais sans varier autant qu'elles. Les caractères histologiques s'appliquent mieux à la distinction des divisions ultimes, ils sont plus spécifiques; les caractères anatomiques s'appliquent mieux à la distinction des groupes primordiaux.

Il s'agit de montrer que cet ensemble de caractères microscopiques suffit à reconstituer un type de plantes en l'absence des caractères généralement employés en botanique descriptive.

Pour cela il faut déterminer d'une part la subordination des caractères extérieurs ou intimes, d'autre part le degré de fixité des divers caractères anatomiques et les lois de leurs variations: 1° dans un même individu suivant l'âge, le développement, la partie considérée, l'habitat; 2° dans les formes composant un groupe que l'on considère comme naturel et fondé sur des affinités incontestables, et qui soit suffisamment étendu pour que toutes les conditions de milieu, les types de développement les plus divers s'y trouvent réalisés.

La famille des Composées nous a semblé particulièrement favorable pour tenter cet essai. Sa vaste répartition, les allures variées, les habitats divers des plantes qui la composent, facilitent la distinction entre ce qu'il y a de fondamental dans leur structure, et ce qui dépend des conditions spéciales de vie du type considéré. D'autre part, le nombre et l'importance de ses produits utiles ou nuisibles la placent au premier rang dans la matière médicale.

Une monographie des Composées exigeant une trop longue suite de recherches, nous nous sommes borné à l'étude de la *tige*. Les applications étant notre but essentiel, nous décrirons surtout les plantes indiquées dans les pharmacopées. Mais nous n'hésiterons jamais à élargir notre cadre, et nous chercherons des exemples dans toutes les

formes capables de relier entre elles les espèces utiles à connaître et de jeter du jour sur leur structure.

Notre but s'étend au delà de quelques cas isolés, nous mettons à l'épreuve une méthode générale et relativement nouvelle. Aussi ce travail doit-il être considéré seulement comme une ébauche, une étude préliminaire que nous comptons bien poursuivre et étendre.

Nous ne prétendons même pas que de ces observations isolées on puisse tirer *directement* de grandes applications, malgré le nombre des plantes médicinales examinées. Pour que les avantages pratiques de la méthode se dégagent nettement, il faut qu'un certain nombre de recherches de la nature des nôtres aient permis d'édifier un travail d'ensemble, une véritable classification du règne végétal basée sur tous les caractères importants et permettant d'arriver à une détermination sûre et méthodique de toutes les plantes, lors même qu'elles sont altérées comme celles qui sont ordinairement soumises à l'examen du médecin ou du pharmacologiste.

Nous croyons que notre œuvre ne sera pas sans profit pour les sciences médicales, si elle attire l'attention des pharmacologistes sur un certain nombre de caractères trop négligés jusqu'à ce jour, et si elle peut servir de point de départ à d'autres travaux analogues. Il est temps d'utiliser les importants résultats acquis par des botanistes qui observent au point de vue de la science pure. Nous sommes convaincu que l'application des caractères anatomiques les plus délicats à la botanique médicale justifiera une fois de plus cette parole de l'illustre Pasteur : « Les sciences » gagnent toutes à se faire des emprunts mutuels, et chaque « nouveau point de contact est marqué pour elles par de « nouveaux progrès. »

CHAPITRE PREMIER

Des Caractères anatomiques.

Ce chapitre renferme les idées générales sur la structure de la tige, auxquelles nous a conduit surtout l'étude des Composées. La plupart des notions théoriques qui y sont exposées s'appuient sur des observations relatées dans le texte. Aussi aurait-il pu être rejeté, à la fin, sous forme de conclusions. Il nous a paru préférable de placer ces vues d'ensemble au début. Elles serviront de guide pour la lecture des nombreuses observations qui suivent, et attireront l'attention sur les chapitres qui renferment les données les plus intéressantes.

DIFFÉRENCIATION ANATOMIQUE.

A première vue, le corps d'une plante supérieure se laisse décomposer en segments d'inégale valeur : tiges, feuilles, racines, auxquels on donne le nom de membres. L'anatomie ne doit pas s'en rapporter exclusivement à une apparence extérieure; et, puisqu'elle a pour base l'histologie, elle doit s'appuyer, pour définir les membres, sur des caractères de structure. Une similitude d'aspect est en effet déterminée par une analogie de fonctions, sans qu'il y ait forcément homo-

logie des parties. La différenciation anatomique ne doit être cherchée que là où il y a différenciation histologique.

Au point de vue de la différenciation des tissus, toute plante présente deux phases. L'une précède et semble préparer la fécondation, l'autre la suit. L'acte sexuel détermine dans un élément déjà vivant une surabondance d'activité qui se traduit par un processus évolutif d'une extrême énergie. Chez les plantes inférieures, toute cette activité se dépense dans la formation de corps disséminateurs : la phase qui suit la fécondation, appelée ici à juste titre phase de reproduction asexuée ou génération asexuée, se réduit à la formation d'un sporogone (Mucorinées, Floridées, Muscinées, etc.). Les plantes supérieures qui croissent sur un sol préparé par les précédentes trouvent sur place les conditions favorables à leur développement. Au lieu d'être suivie de dissociation, la multiplication des éléments y produit des tissus. Dès que les éléments sont nombreux, le perfectionnement croissant détermine en eux une différenciation qui correspond à la division du travail.

A un certain moment, la vitalité se ralentit ; la force due à la fécondation est épuisée, et un nouvel acte sexuel est nécessaire pour régénérer cette activité. Ici commence la deuxième phase de la vie de la plante, prélude de la formation des organes mâles et femelles. C'est la génération sexuée. Elle atteint son summum de perfection dans les plantes où, les éléments sexuels étant déjà perfectionnés et très dissimilaires, le développement de l'œuf ne s'en traduit pas moins par la formation immédiate d'un sporogone. Les Muscinées réalisent ce cas. L'impulsion due à la fécondation se poursuit au delà de la période asexuée dont le terme est marqué par la phase de repos des spores sporogoniales. Même dans ce cas, on ne peut distinguer dans le

corps de la plante d'autre tissu que le parenchyme. Le parenchyme y acquiert sans doute une perfection qu'il possède rarement ailleurs. Il se manifeste même en lui des spécialisations de forme qui, déterminées par une similitude dans les conditions d'existence, rappellent les tissus des plantes supérieures. Ainsi on a comparé aux stomates les orifices qui parsèment l'assise superficielle des Marchantiées. Mais les stomates, qui se rencontrent exclusivement dans l'épiderme, sont caractérisés essentiellement par les cellules stomatiques, au nombre de deux ou exceptionnellement (*Frenelopsis*) de 4-5, préexistant à l'orifice, et en déterminant la production par le mode même de leur évolution. Les cellules qui entourent les orifices des Marchantiées doivent leur aspect spécial aux cloisons qui apparaissent en elles conformément à la loi des surfaces libres de M. Bertrand. Dans l'appareil sexué des Mousses, le tissumou est mélangé d'éléments fibreux qui n'en diffèrent pas plus que ne le font entre elles les diverses portions du parenchyme des plantes supérieures.

Donc, dans la génération sexuée, la différenciation histologique est nulle; le corps de la plante est exclusivement parenchymateux.

De ce fait histologique, nous déduisons ce corollaire : *Dans la génération sexuée, la différenciation anatomique est nulle.* Au terme « parenchyme » étendu comme nous l'avons fait, sans tenir compte des modifications directement physiologiques, correspond en anatomie le terme de thalle. Ici encore, le mot ne doit pas s'appliquer comme dans le langage vulgaire à une forme extérieure. Le thalle, par suite de conditions particulières de milieu, peut rappeler les formes des membres différenciés. S'il se dresse dans l'air, destiné à se nourrir comme une plante supérieure, il pourra

revêtir l'aspect d'une tige feuillée; les expansions latérales se développeront dans le même ordre que les feuilles sur une tige; les faisceaux de soutien formeront un squelette rappelant l'aspect de la charpente libéro-ligneuse des plantes vasculaires. Ce n'est là qu'un ensemble d'analogies. Rien n'est fondamental dans ces dispositions : et il suffit d'une différence d'habitat pour que les plantes les plus voisines de celles où elles sont le mieux caractérisées, reprennent l'aspect et la structure des thalles les plus rudimentaires. Cela est si vrai que ce sont les plus parfaites des plantes sexuées qui rappellent le moins cette apparence de tige feuillée (Marchantiées).

Dans la génération asexuée se concentrent toute la différenciation histologique et toute la différenciation anatomique. Cette tendance se montre avec éclat par l'apparition d'un épiderme vrai, muni de stomates bordés, sur le sporogone des Mousses les plus infimes (*Seligeria pusilla*), tandis que pareille différenciation ne s'observe jamais sur les pousses puissantes de la phase sexuée des *Hylocomium*. C'est chez les plantes vasculaires qu'elle se complète. A la différenciation histologique, condition nécessaire mais insuffisante, s'ajoute un accroissement du corps assez considérable pour qu'on puisse y reconnaître et y opposer les uns aux autres des membres de différentes valeurs. La différenciation anatomique est réalisée.

DIVISIONS DE L'ANATOMIE.

La plante différenciée est formée de membres. — Chaque membre se décompose en régions. — Divers systèmes se répartissent dans les membres et leurs régions. — Membres,

régions, systèmes, voilà ce qu'étudie l'anatomie, véritable géographie du corps de la plante.

VALEUR RESPECTIVE DES MEMBRES.

La définition des membres doit reposer, non sur des caractères extérieurs, mais sur des propriétés anatomiques essentielles qui sont : la corrélation des membres; leur symétrie de structure, propriétés qui se commandent réciproquement.

Pour qu'un corps soit symétrique par rapport à un point, il faut que les facteurs influant sur son développement soient les mêmes dans toutes les directions. Un membre étant, par définition, en connexion avec d'autres membres ne peut pas avoir de symétrie dans plus de deux directions. Les conditions de cette symétrie ne sont pas les mêmes dans les différents membres.

Remarquons d'abord qu'au point de vue des connexions réciproques, l'un des membres (tige) est axile, les autres appendiculaires. La tige a pour caractère de porter les trois sortes de membres; ses connexions sont multiples. Les membres appendiculaires, qui ne contractent de relations qu'avec leur support se comportent d'une façon plus simple. La nature appendiculaire de la feuille est évidente. Celle de la racine est moins claire, et ce dernier point demande quelques explications.

A première vue, il semble que le corps de la plante possède un axe double dont la partie supérieure (tige) est ascendante, la partie inférieure (racine principale) est descendante. On oppose ainsi la racine principale, seule axile, à toutes les autres qui, abstraction faite des ramifications de

la première, sont des appendices de la tige. Mais si l'on considère que la racine terminale ne diffère par aucune de ses propriétés anatomiques des racines latérales, que, par suite de l'avortement prématuré du pivot, c'est souvent une racine issue de la tige par poussée latérale qui en prend la place et prolonge l'axe à son tour, il n'est pas invraisemblable que, elle aussi, la racine terminale soit un appendice de la tige. Nous verrons au chapitre VII l'anatomie du raccord des deux membres changer cette présomption en certitude. Au reste, la racine ne porte pas d'appendices différents d'elle-même; et les radicules, ses ramifications, naissent en des points symétriques par rapport à l'axe de plus fort accroissement du membre. Elles n'influent donc pas sur sa symétrie, autant du moins que les caractères héréditaires ne sont pas troublés par le milieu qui détermine l'atrophie ou l'hypertrophie de certains groupes.

Avant d'aborder le cas complexe de la tige, voyons les conditions de symétrie des membres appendiculaires.

Si le membre s'insère perpendiculairement à la surface du support, de manière à n'être influencé par celui-ci que dans cette seule direction: symétrique dans les deux autres directions de l'espace, il sera symétrique par rapport à un axe. C'est le cas de la racine.

Si le membre s'insère obliquement, l'action modificatrice du support s'exercera dans deux directions déterminées par la construction du parallélogramme des forces. Par suite, la symétrie disparaîtra, non seulement dans la direction perpendiculaire au support, mais aussi dans celle qui lui est parallèle, et le plan déterminé par les deux côtés du parallélogramme divisera seul le membre en deux moitiés semblables. La feuille est dans ce cas. Elle est symétrique par rapport à un plan.

Remarque. — An niveau de leur insertion, les appendices dont les systèmes sont entraînés par l'accroissement général du support perdent leur symétrie initiale. Cette perte de symétrie ne s'effectue pas seulement au point de raccord, par exemple au niveau où les faisceaux de l'appendice pénètrent dans le cylindre central du support. Elle peut s'étendre beaucoup plus loin. Ainsi il arrive que des racines latérales cheminent un certain temps dans l'écorce du rhizome. Bien que tous leurs tissus soient distincts de ceux de l'écorce, l'ensemble est comprimé, devient plan-convexe (plan du côté du cylindre central) et rappelle la coupe d'un pétiole. Les systèmes profonds, les faisceaux conducteurs en particulier, ne subissent pas toutefois cette influence locale et gardent la symétrie radicale (*Gnaphalium supinum*).

TIGE.

On oppose vulgairement la tige principale qui naît de l'embryon aux branches qui naissent sur d'autres tiges. Toute tige ayant la propriété de porter des appendices est un axe. Les tiges latérales sont des axes secondaires. Nous verrons que la tige principale est dans le même cas. Il en résulte que les conditions de symétrie de la tige sont déterminées par son support et par ses appendices. Le support détermine l'axe du plus fort accroissement.

Influence des appendices. — La tige a pour caractéristique essentielle de servir de support, de réceptacle commun aux autres membres. Il est évident que, telle étant sa nature, on ne peut, en aucun cas, faire abstraction de ses appendices. La symétrie de structure de la tige exige donc une

parfaite symétrie dans l'insertion des appendices. Or cette symétrie n'existe pas habituellement. Les autres appendices ayant des relations avec les feuilles, nous pourrions nous en tenir à l'examen de ces derniers membres. Que nous considérions l'ordre d'insertion des feuilles, ou leur trace dans l'écorce ou dans le cylindre central, nous voyons autant de causes d'asymétrie.

La tige ayant une forme approximativement cylindrique ou prismatique, offre à considérer trois surfaces : la périphérie, l'extrémité supérieure et l'extrémité inférieure. Ces trois parties sont susceptibles de donner insertion à des appendices ; la périphérie en est le siège habituel. Toute la périphérie est susceptible de porter des appendices ; mais dès que l'un d'eux est constitué, les suivants n'apparaissent pas en des points quelconques, les feuilles se développant de manière que les dernières se superposent au plus large espace libre de la surface se placent en spirale de façon à être équidistantes sur la tige supposée cylindrique. De là résulte une disposition *régulière*, mais dépourvue de toute symétrie.

L'insertion de toutes les feuilles se trouve sur une ou plusieurs spirales (spirales génératrices). Sur tout plan radial, il existe des lignes parallèles, séparées par un nombre constant d'entre-nœuds et douées de toutes les mêmes propriétés anatomiques. Si, avec une telle ligne comme génératrice nous décrivons une surface spirale parallèle à la direction de la spirale génératrice, nous trouvons sur cette surface, entre deux lignes homologues immédiatement superposées, un nombre constant de lignes jouissant des mêmes propriétés. Les plans radiaux déterminés par ces lignes font entre eux un angle dièdre constant : l'angle plan correspondant est la divergence de la tige.

Supposons la tige cylindrique. Dans un plan perpendiculaire à l'axe, projetons une portion d'une surface spirale menée à un niveau quelconque parallèlement à la spirale génératrice, et comprise entre deux lignes homologues superposées. La projection de chaque système considéré isolément y sera symétrique par rapport au centre du cercle et par suite à l'axe de la tige. Mais l'ensemble de la figure n'est pas symétrique (toujours dans le cas type où la spirale est unique) : les foliaires médians, les foliaires latéraux de même ordre, etc., sont respectivement symétriques, leur réunion ne l'est plus.

De plus, si l'on divise la tige par des plans radiaux faisant entre eux un angle égal à l'angle de divergence : les segments limités latéralement par deux de ces plans, en haut et en bas par des surfaces quelconques parallèles à la spirale génératrice (pourvu que les limites supérieures et inférieures des segments comparés soient prises respectivement sur la même surface spirale), sont superposables, c'est-à-dire *égaux*, mais non semblables. Ils sont *asymétriques*.

Quand les spirales sont multiples, elles s'enchevêtrent de manière à constituer une spirale plus serrée, ou se disposent de telle sorte que les appendices issus des diverses spirales se rencontrent à chaque nœud dans un même plan. On a alors une symétrie axile, mais qui n'est qu'un dérivé de la disposition typique asymétrique. On trouve des transitions. Nous en citons une curieuse à propos des *Actinomeris*. Dans les plantes multispiralées, les systèmes correspondant aux diverses spirales peuvent contracter une union intime de façon que la symétrie est parfaite jusque dans la profondeur (*Eupatorium*, *Arnica*.) Il est clair que, même alors, elle est secondaire.

En résumé, *la tige a un axe*. Par là elle se rapproche de la racine et s'éloigne de la feuille. C'est le grand mérite de M. Van Tieghem d'avoir insisté sur cette différence fondamentale. Mais elle n'est pas caractérisée par la symétrie par rapport à cet axe. Seulement : *Projetées dans un plan transversal, les intersections des systèmes homologues de la tige avec une portion de surface parallèle à la spirale génératrice et comprise entre deux lignes homologues superposées sont symétriques par rapport à l'axe.*

ORIGINE DE LA TIGE PRINCIPALE, — TIGELLE.

On considère d'habitude la tige végétative comme la continuation directe, la partie supérieure de la tigelle hypocotylée. Celle-ci n'en serait que le premier entrenœud.

Or, l'épiderme ne possède pas les mêmes caractères dans les deux régions. Souvent l'endoderme se modifie brusquement au passage de l'une à l'autre, l'indépendance des systèmes sécréteurs n'est pas rare. Si nous ajoutons que les systèmes conducteurs peuvent être, au moins primitivement, discordants; que les appendices de l'un diffèrent comme aspect et comme structure des appendices de l'autre : cette opinion nous semble inadmissible.

Au début, l'embryon, non encore différencié, ne se divise pas en membres. Quand il est fixé à un suspenseur, il perd sa symétrie dans la direction de ce support nutritif. Mais la différenciation anatomique reste nulle. Autre est la destinée de l'embryon, autre celle du corps végétatif. Le premier prépare la formation du second en accumulant les matériaux qui lui seront nécessaires. L'extrémité opposée au lieu d'implantation s'élargit, grandit plus rapidement et con-

stitue un réservoir nutritif possédant tantôt deux lobes, tantôt un seul : c'est l'ébauche des cotylédons. Cette première phase du développement est liée à la vie intraséminale, phase éminemment transitoire, préparatoire, constituant un ensemble absolument impropre à la vie végétative. En vue de celle-ci, et avant la germination, la plante va se former sur l'embryon et à ses dépens, de manière à être apte à mener une vie indépendante.

Deux appendices, tige et racine, naissent en des points opposés de la périphérie, points déterminés déjà par la direction du plus fort accroissement de l'embryon. Leur insertion, amène chez l'embryon la perte définitive de la symétrie suivant la direction de la ligne qui les unit, et par suite l'orientation de son axe ainsi que la situation de ses extrémités. Il résulte de cette détermination même que les premiers appendices de l'embryon sont terminaux.

Dès lors le corps n'est plus formé d'une seule masse ; il présente des membres : un membre support, qui est l'*embryon persistant et accrescent*, porte le nom de *tigelle* ; ses deux appendices terminaux sont la première tige et la première racine. Appendice par rapport à la tigelle, la tige principale va devenir le support de tous les membres définitifs.

L'ensemble formé par l'embryon et les premiers membres végétatifs constitue un corps spécial conformé en vue du passage de la vie embryonnaire à la vie végétative, destiné à la germination et aux premiers stades de croissance. Ce corps spécial porte le nom de *plantule*. Voyons comment les diverses portions de la plantule réagissent l'une sur l'autre et s'adaptent à leur rôle spécial. A la naissance de la tige et de la racine correspond la formation des systèmes végétatifs et en particulier de l'appareil conducteur. La

tigelle n'en possédant pas à elle sera un terrain neutre à travers lequel s'opèrera le raccord entre les systèmes radicaux et les systèmes caulinaires.

La tige est l'axe de la plante comme la tigelle est l'axe de la plantule, et dès l'origine elle affirme cette qualité en émettant des appendices. Des faisceaux foliaires se développent au sein des cotylédons préformés de l'embryon et les transforment ainsi en membres définis. Cette pénétration du système vasculaire en fait des feuilles, mais des feuilles d'une nature spéciale, des feuilles embryonnaires destinées au double rôle de réservoirs nutritifs avant, d'organes assimilateurs après la germination. L'un de ces rôles peut être prépondérant et l'on trouve d'une plante à l'autre les plus grandes variations à cet égard.

Un système vasculaire se développe aussi dans la racine. Le raccord entre ce système et le système caulinaire exige que le système radical traverse toute la tigelle. La racicule développée sur l'embryon deviendra ainsi le pivot du corps végétatif.

Cela posé, on comprendra aisément la structure de la tigelle. Membre axile par excellence, elle imprimera, pendant leur passage, aux systèmes radicaux, l'allure des systèmes caulinaires, autant du moins que cela est compatible avec leur nature. Telle est l'origine de ces changements d'orientation et de structure générale que l'on constate chez le système radical dans son parcours à travers la tigelle avant son insertion sur la tige. Il n'y a pas transformation du système de la racine en système de tige. Tous deux sont absolument indépendants; et nous verrons par quelques exemples qu'il n'y a aucun passage de la racine à la tige, mais insertion du pivot sur la tige principale, insertion analogue à celle des racines latérales.

En somme *la tigelle est un membre axile* dépourvu de systèmes propres, sauf l'épiderme, et *traversé par les systèmes d'un membre appendiculaire*. Voilà tout le secret de sa structure hybride de tige et de racine sans qu'elle soit par elle-même l'un ou l'autre : tige par ses connexions, par ses appendices, par son épiderme, racine par ses systèmes profonds. Ceux-ci, comme tout système qui se raccorde à un membre étranger, prennent l'orientation propre à la région où s'opère le raccord.

Voyons de plus près l'anatomie de la tigelle.

Limitée par un épiderme développé sur l'embryon lui-même, la tigelle ne possède point d'autre région anatomique tant qu'elle n'a pas de systèmes d'emprunt venant de ses appendices. Une telle structure est permanente dans les sporogones des Mousses qui sont équivalents de la tigelle, mais d'une tigelle qui s'épuise à former un sporange au lieu d'un rameau terminal.

Dans les plantes vasculaires qui seules possèdent une véritable tigelle, sa limite inférieure est le *collet*, *plan géométrique* déterminé par la cessation de l'épiderme. Sa limite supérieure est la base du nœud cotylédonaire.

Tous les systèmes de l'écorce et du cylindre central viennent de la racine, sauf le cas où le système conducteur de la tige plonge dans le corps de son support de manière à y former une trace à la façon des bourgeons s'insérant sur la tige.

Transformations du système vasculaire de la racine à travers la tigelle. — Les premiers vaisseaux formés s'insèrent directement sur la face terminale de la tige et se perdent dans les faisceaux propres de ce membre. Les suivants ne s'insèrent pas d'une façon aussi simple. La racine s'accroît beaucoup plus vite que la tige. Il en résulte

que l'espace compris entre les trachées primitives, à leur raccord avec les faisceaux caulinaires, ne pourra loger tous les vaisseaux qui se développent en direction centripète dans la racine. Le raccordement serait donc impossible si la tigelle ne leur offrait le moyen de transformer leur orientation. Obéissant à cette loi générale, que *tout système traversant un membre autre que son générateur tend à harmoniser ses caractères de symétrie avec ceux de la région qu'il occupe*, les faisceaux radicaux ont plus ou moins perdu leur orientation propre lorsqu'ils arrivent à la tige. Les vaisseaux le plus profondément formés se sont placés sur le même niveau ou même à un niveau plus superficiel que les trachées primitives. Ils offrent alors une large surface qui déborde la face terminale réduite de la tige (*Silybum*) et tendent à s'insérer latéralement. A ce point même d'origine la tige donne insertion aux cotylédons. Le système radical se trouve entraîné en tout ou en partie vers ces appendices. Il s'adapte à la symétrie foliaire, puisque c'est sur des feuilles seulement que son raccord pourra s'opérer, de même qu'il s'était adapté à la symétrie caulinaire en traversant un membre axile. Dans ces divers cas, les modifications de symétrie et d'orientation sont déterminées par les connexions des membres. Bien plus, constituant les systèmes conducteurs les plus considérables des cotylédons, les faisceaux radicaux domineront l'évolution de tout le membre; et, devenus nervures médianes des cotylédons, ils forceront chaque faisceau foliaire d'origine caulinaire à se bifurquer pour ne plus former que les nervures latérales. C'est dans le limbe cotylédonaire, après toutes ces péripéties, que les faisceaux radicaux, totalement (*Silybum*, *Calendula*), ou plus souvent en partie, se raccordent aux faisceaux caulinaires par l'intermédiaire du réseau

des nervures de ce limbe. Dans ce cas au moins, chaque cotylédon est formé de deux demi-feuilles soudées à la puissante trace radicale.

Mais la plantule est un corps éphémère, organisé pour une période courte et transitoire. Les cotylédons sont caducs. Une nouvelle communication vasculaire, directe cette fois, entre la tige et la racine est nécessaire. Elle exige un élargissement de la tige au moins égal à celui de la racine. Cet abouchement direct, succédant à cette sorte de circulation fœtale que nous venons de décrire, est effectué par les formations secondaires (*Calendula*).

ORIGINE DES BRANCHES.

Les branches apparaissent dans les régions superficielles de l'écorce dans des points suffisamment jeunes pour subir une différenciation spéciale, c'est-à-dire *dans le méristème terminal*, et seulement *dans les points* de ce méristème où *le cylindre central reste en communication avec l'écorce assez longtemps pour qu'un raccord des systèmes profonds s'opère* entre la tige-appendice et la tige-support. Normalement l'endoderme se différencie rapidement au-dessous du sommet. C'est donc dans les points où son organisation définitive sera retardée par une disposition anatomique spéciale que naîtront les bourgeons. Nous verrons que c'est à l'aisselle des feuilles que ce retard s'effectue le plus habituellement, et que c'est là le lieu d'élection des branches.

Tous les faisceaux foliaires sont susceptibles de déterminer l'insertion des bourgeons, pourvu que leur pénétration dans le cylindre central soit lente et qu'ils soient assez

volumineux (bourgeons agrégés des *Nardosmia*, *Petasites* (voyez ch. VI) et des *Ombellifères*). Le plus souvent c'est le foliaire médian qui seul est revêtu de cette propriété, le cylindre central se refermant trop vite autour du point de pénétration des latéraux.

Pourtant il se peut que l'espace libre laissé entre les feuilles et la tige soit trop étroit pour que les bourgeons s'insèrent à leur aisselle. Les médians eux-mêmes ou l'unique faisceau foliaire se comportent alors comme les latéraux dans le cas habituel. Cela arrive lorsque les feuilles sont très petites et nombreuses. L'insertion des bourgeons est alors rejetée au sommet même ou tout près du sommet de la tige. Ce cas, réalisé dans toute la tige chez les *Lycopodes*, se retrouve fréquemment chez les *Angiospermes*, dans les inflorescences; et chez les *Composées*, il est général pour la calathide.

RÉGIONS DE LA TIGE.

La tige possède trois régions principales distinctes dans le méristème terminal, soit au point végétatif même, soit à une petite distance du sommet. Ce sont l'épiderme, l'écorce, le cylindre central.

ÉPIDERME. — L'épiderme est bien une région anatomique, et son nom qui désigne sa situation supracorticale rend parfaitement cette idée. Mais en même temps que l'idée de situation, il éveille celle d'une structure spéciale. Ce système possède en effet une organisation qui lui est propre. Aussi lui attribue-t-on en même temps une signification histologique. L'épiderme, réduit le plus souvent à

une assise de cellules, constitue une zone simple. L'écorce et le cylindre central sont des régions composées où l'on peut distinguer plusieurs subdivisions.

ÉCORCE. — L'une des zones de l'écorce forme la plus grande partie de la région. Mais il est si vrai qu'on néglige souvent de distinguer les caractères anatomiques des caractères histologiques que cette zone n'est désignée que par sa structure générale; c'est le *parenchyme cortical*. Cette dénomination, vicieuse même au point de vue histologique, amène une confusion complète lorsqu'on l'applique à une région anatomique qui peut renfermer une portion des systèmes sécréteurs, du stéréome, etc., sans compter les faisceaux libéro-ligneux qui la parcourent. Il est donc nécessaire de lui appliquer un nom anatomique parallèle à celui d'épiderme. C'est l'écorce proprement dite : nous l'appellerons *autoderme*.

Les zones limitantes de l'écorce, par suite de leur conflit avec les régions voisines prennent aussi une valeur spéciale; en sorte que l'écorce, région primaire, comprend trois régions secondaires. La zone limitante interne, réduite à une assise de cellules, se distingue aisément, dès qu'elle est constituée, de celle qui la précède et de celle qui la suit. M. Van Tieghem a créé pour elle le nom d'*endoderme*. Cette dénomination est excellente et traduit exactement la valeur anatomique de la zone qu'elle désigne. Cependant elle a eu deux inconvénients : le premier, de consacrer une idée physiologique qui n'est rien moins que démontrée, ce mot « derme » rappelant l'idée de protection; le deuxième, d'avoir fait souvent opposer cette zone à l'épiderme qui a une tout autre valeur.

L'endoderme a son équivalent qui n'est pas l'épiderme,

mais qui appartient comme lui à l'écorce: c'est la zone limitante externe. Cette zone ne présente pas la même constance dans sa différenciation que l'endoderme. Cela tient à ce que, grâce à la nature de l'épiderme, il n'y a pas sur cette frontière une modification brusque dans les rapports des éléments de l'écorce, modification qui détermine une différenciation *relativement* fixe de la couche interne. Pourtant, dans bien des cas où l'épiderme persiste et dans tous ceux où il fait défaut, la zone externe de l'écorce prend aussi des caractères spéciaux et constitue une région anatomique secondaire au même titre que l'endoderme. Envisagée au point de vue de sa fonction, cette zone, comparée à l'épiderme qu'elle renforce, a reçu le nom d'hypoderme. Ce terme ne peut être conservé au sens anatomique, puisque, à l'acception *couche protectrice* attribuée au derme, nous substituons la signification anatomique *écorce*. Couche protectrice inférieure (hypoderme), cette zone est la couche corticale externe, et le mot « *exoderme* » s'oppose naturellement à celui d'endoderme. On peut conserver le mot hypoderme au sens physiologique, car l'hypoderme ne correspond pas exactement à l'exoderme, comme l'épiderme-région répond à l'épiderme-tissu.

On aurait pu appeler mésoderme la couche intermédiaire. Mais sa constance plus grande et sa puissance nous ont fait préférer le mot autoderme, qui s'oppose moins directement à exoderme et endoderme.

Ainsi l'écorce ou derme comprend l'autoderme, l'exoderme, l'endoderme.

CYLINDRE CENTRAL. — Le cylindre central comprend le *péricycle*, région limitante externe, définie par M. Van

Tieghem, et le cylindre central proprement dit, auquel nous appliquons le terme d'*autocycle*, parallèle à celui que nous avons proposé pour l'écorce proprement dite.

Nous avons ainsi une nomenclature anatomique simple et complète des régions de la tige. ÉPIDERME. — ÉCORCE ou derme comprenant : *exoderme*, *autoderme*, *endoderme*. — CYLINDRE CENTRAL comprenant *péricycle* et *autocycle*.

SYSTEMES.

Outre les régions, l'anatomie d'un membre étudie les systèmes anatomiques qui parcourent chaque région ou s'étendent de l'une à l'autre, de même que la géographie ne se contente pas de tracer les limites des Etats, mais étudie les systèmes orographiques, hydrographiques, les routes, télégraphes, etc., systèmes qui peuvent être localisés dans un pays ou s'étendre au-delà des frontières.

Chaque région de premier ordre est indépendante ; les divers systèmes qui la parcourent lui sont propres. Mais des systèmes homologues coexistent dans les diverses régions ; et, comme ils sont destinés au même but dans la vie de la plante tout entière, le développement de l'un influe sur celui des autres. Il y a *balancement* entre les systèmes homologues ou physiologiquement équivalents. D'autre part les systèmes de la tige sont en rapport direct avec ceux des appendices.

Par suite de l'indépendance des régions, nous pouvons étudier chacune d'elles séparément avec les systèmes qui la composent. Mais les corrélations que nous venons de signaler font que l'intelligence d'un système, dans une région donnée, nécessite la connaissance de ses rapports

avec les systèmes homologues des appendices ou du support d'une part, et d'autre part avec ceux qui se développent dans les autres régions et balancent son importance.

DIVISION DE L'ÉTUDE DE LA TIGE DES COMPOSÉES.

Conformément aux principes exposés ci-dessus, nous ferons d'abord l'étude intrinsèque de chaque région principale. Puis viendra l'étude extrinsèque de ce membre, ou l'exposé des particularités anatomiques liées aux rapports de la tige avec d'autres membres. Cela fait, nous envisagerons la tige dans son ensemble; nous chercherons les causes qui, en elle ou hors d'elle, déterminent les variations de structure, soit dans les diverses portions de tiges d'une même plante, soit d'une plante à l'autre. Enfin, nous compterons et nous pèserons la constance relative des caractères anatomiques, et nous examinerons quelles applications on pourra en tirer pour les classifications, lorsqu'un nombre suffisant de familles sera anatomiquement connu.

Notre histoire de la tige des Composées se divise comme suit :

ANATOMIE INTRINSÈQUE.

CHAPITRE II. — Épiderme.

CHAPITRE III. — Écorce.

CHAPITRE IV. — Cylindre central.

ANATOMIE EXTRINSÈQUE.

CHAPITRE V. — Insertion des feuilles.

CHAPITRE VI. — Insertion des tiges.

CHAPITRE VII. — Insertion des racines.

ANATOMIE GÉNÉRALE.

CHAPITRE VIII. — Origine de la différenciation anatomique. — Milieux.

CONCLUSION.

CHAPITRE IX. — Valeur taxonomique des caractères anatomiques.

CHAPITRE II

Épiderme.

RÉPARTITION.

Considéré dans son ensemble, l'épiderme a une histoire anatomique des plus simples. Primitivement il revêt toute la surface libre de la tige et de ses ramifications. L'épiderme caulinaire se relie directement à celui de la feuille. On pourrait même dire que l'épiderme ne s'interrompt pas au niveau de ces membres, mais se distend, multiplie ses éléments de manière à revêtir dans toute leur étendue les appendices de la tige. L'épiderme de la feuille procède directement du système correspondant de la tige, tandis que d'autres systèmes se raccordent ultérieurement. Toutefois, quand les membres sont constitués, bien que la limite exacte qui sépare l'épiderme des deux membres soit le plus souvent impossible à trancher, il est plus simple, au point de vue de la description, de ne considérer comme épiderme caulinaire que celui qui recouvre la tige. Au niveau du départ des racines, l'interruption est réelle.

La surface de l'épiderme, étant celle de la tige, présente, comme cette dernière, des côtes, des sillons, ou demeure lisse.

A l'épiderme se substitue, dans bien des tiges, avec les progrès de l'âge, une couche de liège qui, formée dans la profondeur des tissus, a exfolié tout ce qui était en dehors d'elle. Dans des cas assez rares (*Barnadesia rosea*, *Cacalia repens*), le liège se forme aux dépens de l'épiderme lui-même. Chez le *Barnadesia*, outre les cellules issues de l'exoderme phellogène, les trois ou quatre assises sous-jacentes subérisent toutes leurs membranes, sauf la cuticule. Si l'on fait agir la fuchsine, la cuticule se colore en violet, les assises subérisées en brun. Par l'emploi combiné du bleu d'aniline et de la phloroglucine, la subérine devient rose, la cutine bleue.

La production du liège et la chute de l'épiderme sont accélérées par certaines conditions liées à la nature de la tige et au milieu, conditions que nous déterminerons plus loin.

L'épiderme présente aussi des solutions de continuité occupées par du liège, provenant non pas d'une exfoliation, mais de la distension et de la déchirure des orifices stomatiques. Ce sont les lenticelles. On peut les rencontrer sur toutes les tiges âgées, surtout si elles sont ligneuses. On en trouve déjà sur la tigelle avant la naissance des feuilles végétatives (*Helianthus annuus*, *Xanthium strumarium*).

HISTOLOGIE.

Comme nous l'avons fait observer, l'épiderme, appareil histologique, correspond rigoureusement à l'épiderme, région anatomique. Le tissu épidermique offre à considérer les cellules épidermiques proprement dites, les stomates, les poils subdivisés eux-mêmes en deux catégories, méca-

niques et glanduleux. Nous devons indiquer la structure de ces diverses parties dans ses traits généraux.

CELLULES ÉPIDERMiques. — La paroi externe de ces cellules s'infilte le plus souvent de cutine. Cette cutinisation envahit toute l'épaisseur de la membrane dans le *Cacalia repens* (fig. 1). M. Van Tieghem (Botanique, page 626) a signalé la même disposition dans le *Kleinia neriifolia*. Chez la plupart des Composées, elle reste localisée à la région externe, et possède une limite interne bien tranchée à l'égard de la portion cellulosique. La portion cutinisée des diverses cellules épidermiques forme, dans son ensemble, une véritable membrane, la cuticule.

La subérisation des membranes est moins constante, et en tous cas les couches subérisées se fondent insensiblement avec les couches cellulosiques et ne constituent pas comme la cuticule un système distinct. Pourtant la subérisation peut être à peu près localisée dans l'épiderme, comme on le voit dans certaines tiges aériennes de l'*Artemisia mutellina* et de quelques autres plantes alpines.

Les parois des cellules épidermiques sont généralement planes. Par suite, la forme de ces cellules est déterminée par leur orientation, c'est-à-dire qu'elle est un caractère anatomique.

STOMATES. — Leur structure répond au type général. Toutes ses variations secondaires sont en rapport avec les conditions anatomiques.

Les cellules stomatiques sont toujours plus petites que les cellules épidermiques dans leurs dimensions transversale et tangentielle. Pour la dimension radiale elles ne la dépassent jamais dans la famille. Les arêtes externes sont

presque toujours très saillantes. Les arêtes internes le sont aussi parfois, mais rarement (*Carlina acaulis*); plus souvent elles sont rudimentaires ou nulles (*Lactuca virosa*, *Hypochaeris radicata*, *Silybum Marianum*). Nous trouverons la raison de ces différences dans le développement des cellules épidermiques voisines et des cellules sous-jacentes de l'écorce qui circonscrivent un puits ou une chambre sous-stomatique qui suppléent à l'antichambre et à l'arrière-chambre.

POILS MÉCANIQUES. — Les poils mécaniques ont pour rôle : 1° d'augmenter la surface vivante de la plante en contact avec le milieu extérieur; 2° de protéger la surface vivante contre ce milieu. De là deux groupes : les premiers jouent leur rôle essentiel pendant la période d'activité; la fonction des autres nécessite la disparition de leur protoplasma et la présence d'air à sa place. Nous diviserons les poils mécaniques en poils actifs et poils passifs, sans oublier que ces termes indiquent simplement la période essentielle de leur existence; que tout poil passif a commencé par être actif, et que tout poil actif, en vieillissant, devient un simple appendice protecteur.

Le tableau suivant résume les principaux types de poils mécaniques qui se trouvent chez les Composées : chaque type est accompagné de quelques exemples. Tous sont pluricellulaires.

Poils mécaniques.

I. — ACTIFS.

A. — Une seule initiale dans l'épiderme.

a. — Toutes les cellules semblables, ou du moins sans changements brusques de dimensions ni d'épaisseur; la dernière en

pointe : *Taraxacum officinale* (sommet de la tige florale), *Chondrilla juncea*, *Palafoxia texana*.

b. — 2-3 cellules inférieures courtes ; les autres allongées : *Inula Conyza*, *Doronicum Pardalianches*, *D. Caucasicum*, *Bellis perennis*.

c. — Toutes les cellules courtes ; la dernière seule allongée en pointe et rigide : *Matricaria inodora*.

B. — Plusieurs initiales épidermiques. (Le nombre des initiales n'étant pas absolument fixe peut se réduire à l'unité. Par conséquent, tous les poils de cette catégorie rentrent accidentellement dans le groupé qui précède. Pourtant des poils de ces deux types peuvent coexister avec une structure très différente, comme dans le *Palafoxia texana*.)

I. — Unisériés : *Centaurea Scabiosa*, *Carduus nutans*, *Zinnia elegans*, *Madia sativa*, *Xanthium strumarium*.

II. — Plurisériés :

a. — Poil à contour régulier, ordinairement unisérié au sommet : *Echinops tricholepis*, *Urospermum Dalecampii*. On en trouve de ce type dans l'*Arnica montana*, où ils sont fortement allongés et aigus.

b. — Les cellules limitantes proéminent latéralement : *Hieracium virosum*, *H. Pilosella*, *H. aurantiacum*.

c. — La cellule terminale se recourbe en crochet : *Hypochaeris radicata*.

d. — Plusieurs cellules au sommet se recourbent en crochet (poil glochidié) : *Helminthia echinoides*.

II. — PASSIFS.

A. — Une seule initiale épidermique. (Nous avons trouvé tous les poils passifs unisériés.)

I. — Portion active aussi développée que la portion passive : *Centaurea montana*, *Carduus nutans*, *Cirsium monspessulanum*, *Arctium lanuginosum*.)

II. — Portion active comprenant quelques cellules 3-5 fois plus longues que larges, *Antennaria dioica*, *Senecio Cineraria*, *Centaurea cyanus*, *C. Scabiosa*, *Cinara corsica*, *Cinara Cardunculus*, *Galactites tomentosa*. Les cellules actives supérieures s'allongent

en restant minces et l'on a plusieurs cellules passives en file à l'extrémité du poil : *Pulicaria dysenterica*.

III. — Portion active réduite à quelques cellules très courtes :

a. — La cellule terminale continue la direction des précédentes : elle est démesurément allongée : *Anthemis nobilis*, *A. tinctoria*, *Achillea Millefolium*, *Gnaphalium berteroanum*, *Helichrysum angustifolium*, *Tripolium vulgare*, *Silybum Marianum*.

b. — La cellule aérifère s'insère très obliquement sur la précédente. *Echinops sphærocephalus*, *E. tricholepis*. A ce type se rattachent les poils du *Barnadesia rosea* dont la portion passive est courte, renflée à la base, cutinisée et caduque lorsque l'épiderme persistant est devenu phellogène.

c. — La cellule aérifère se développe perpendiculairement à la direction du poil : *Artemisia Absinthium*, *A. vulgaris*, *A. pontica*, *A. glacialis*, *A. abrotanum*, *Pyrethrum sinense*, *P. roseum*, *Balsamita vulgaris*.

d. — Deux cellules actives dont la supérieure se termine par une surface élargie, bordée de 4-8 cornes courbées vers l'intérieur, et dont le centre donne insertion au filament aérifère : *Carlina vulgaris*.

e. — Cellule aérifère ondulée, émettant aux changements de courbure des diverticules, de manière à décrire des arabesques : *Santolina Chamæcyparissus*.

f. — Cellule aérifère ramifiée : *Hieracium virosum* (où ils sont rares), *H. Pilosella*, *H. aurantiacum*.

g. — Plusieurs cellules ramifiées, superposées en arbuscule : *Andryala sinuata*.

B. — Plusieurs initiales épidermiques. (2-plusieurs cellules aérifères) : *Cirsium oleraceum*.

POILS GLANDULEUX. — Dans un travail étendu sur les organes glanduleux (1), M. Martinet divise les poils glanduleux en deux groupes : glanduleux à la base, glanduleux au sommet. Tous ceux que nous avons observés chez les Composées appartiennent au deuxième. De ce dernier, nous

(1) J. Martinet. Organes de sécrétion des végétaux, in Ann. Sc. nat., 5^e série, t. XIV, 1872.

excluons le premier genre comprenant les glandes unicellulaires. Les poils glanduleux des Composées appartiennent aux deux genres dans lesquels l'auteur répartit les poils pluricellulaires, glanduleux au sommet. Ces deux genres sont ainsi caractérisés: 1° cellules produites par cloisonnements exclusivement verticaux (1); 2° cellules produites par cloisonnements non exclusivement verticaux. Le cloisonnement horizontal (*Atropa*) lui semble absolument exceptionnel. Nous considérons le classement suivant comme étant plus en rapport avec les affinités, sans nous dissimuler qu'il y a des transitions d'un type à l'autre.

Tous ces poils étant pluricellulaires et glanduleux au sommet seulement, chacun d'eux présente à considérer la *glande*, portion essentielle, et le *pédicelle*. Les caractères de la glande serviront de base aux premières divisions, et nous aurons comme genres des glandes en séries axiles (1, 2, ∞) et des glandes massives. Les subdivisions reposeront sur les caractères correspondants du pédicelle, et non sur la longueur, qui a moins de fixité. Elles seront parallèles à celles que nous avons admises pour les poils mécaniques. La longueur du pédicelle déterminera des variétés.

Poils glanduleux.

A. — Glandes en séries axiles.

I. — Glandes unisériées. (Une seule initiale épidermique. Pédicelle unisérié: *Cinara corsica*, *Cinara Cardunculus* (pédicelles de longueur variable), *Echinops tricholepis*, *E. sphærocephalus* (des cloisons tardives les rendent parfois massifs.)

(1) En prenant ce terme de *vertical*, l'auteur considère l'épiderme comme situé dans un plan horizontal, ce qui n'est pas sa situation vraie. Les termes *axile* ou *longitudinal* lui seront avantageusement substitués, de même que nous dirons *transverse* au lieu d'*horizontal*.

II. — Glandes bisériées (Une seule initiale épidermique. Pédicelle unisérié). — Pédicelles constamment courts : *Artemisia Absinthium*, *A. pontica*, *A. cina*, *A. vulgaris*, *A. abrotanum*, *A. spicata*, *A. glacialis*, *Anthemis nobilis*, *Pyrethrum roseum*, *Balsamita vulgaris*, *Inula Conyza*, *I. Helenium*; *Lappa major*. — Pédicelles allongés : *Gnaphalium berteroanum*, *Xanthium strumarium*.

III. — Glandes quadrisériées. (Plusieurs initiales épidermiques. Pédicelle massif.) — Séries glandulaires unicellulaires. Au sommet chaque cellule se prolonge en doigt : *Doronicum Caucasicum*.

B. — Glandes en massif.

I. — Une seule initiale épidermique. — Pédicelle unisérié, presque nul : *Grindelia squarrosa*.

II. — Plusieurs initiales épidermiques.

a. — Pédicelle unisérié, allongé : *Palafoxia texana*, *Senecio viscosus*.

b. — Pédicelle plurisérié : *Madia sativa*. L'*Arnica montana* présente des poils glanduleux de cette sorte, et d'autres qui rentrent dans le type précédent, avec des intermédiaires.

c. — Pédicelle massif. — Les cellules de la glande font saillie en dehors : *Andryala sinuata* (Martinet). — La glande est sphérique ou subsphérique : *Hieracium virosum*, *H. Pilosella*, *H. aurantiacum*, *Sonchus*, etc.

ANATOMIE

CELLULES ÉPIDERMQUES. — Nous avons indiqué la répartition de l'épiderme. C'était faire connaître celle des cellules épidermiques qui en constituent la masse principale. L'anatomie se pose une autre question : quels sont les rapports de ces cellules entre elles ? Quelle est l'orientation de leurs cloisons mitoyennes ?

Le plus grand accroissement de la tige se faisant dans le sens de l'axe, les cellules tendent à s'allonger dans cette

direction. En outre leurs parois sont planes, les plus grandes parallèles à l'axe. A cette disposition très générale, font exception l'épiderme de certaines Composées à tige charnue (*Cacalia repens*, etc.), dans son ensemble, et celui de quelques autres par places seulement. Dans les *Scorzonera hispanica*, *Tragopogon pratensis*, etc., les cloisons des cellules épidermiques ne conservent cette orientation normale que le long des côtes. Dans l'intervalle elles deviennent, non pas sinueuses, comme celles des feuilles, mais plus régulièrement polygonales au lieu d'avoir une surface presque parallélogrammique comme le long des côtes.

STOMATES. — Situation superficielle. — Dans la plupart des Composées, les stomates sont répartis uniformément sur toute la surface de l'épiderme. Pourtant leur nombre varie suivant la région dans une même plante (les rhizomes en ont peu), suivant les espèces. Ils sont très rares dans quelques Composées ligneuses (*Barnadesia*) et dans celles qui ont un hypoderme puissant. Ils sont abondants sur les tiges à parenchyme vert bien développé, surtout si ce parenchyme s'avance jusqu'à l'écorce. Si ces diverses conditions sont réalisées sur une tige à un même niveau, il en résultera une plus grande abondance ou même une localisation des stomates dans certaines plages. C'est ainsi que les tiges pourvues de collenchyme sur les côtes, ne possèdent pas de stomates au niveau de ces côtes. Dans celles où le tissu épaissi est aussi largement réparti que dans le parenchyme vert (*Scorzonera*), les stomates sont distribués par bandes comme chez les Graminées, à cela près que dans ces bandes ils n'ont pas une orientation fixe.

Genèse et orientation. — L'orientation des stomates dé-

pendant essentiellement de celle des cellules épidermiques, la fente est presque constamment longitudinale. Si les cellules épidermiques sont en files régulières ou seulement orientées de façon que leur plus grande longueur corresponde à l'axe, le stomate occupe dans la série la place d'une cellule ordinaire. Son initiale est la moitié supérieure d'une cellule épidermique cloisonnée transversalement dans le premier cas, obliquement dans le second (*Artemisia*).

L'initiale du stomate en est la cellule-mère. Les cellules annexes, quand il en existe, sont produites secondairement de la façon suivante. Dans le salsifis (*Tragopogon pratensis*), l'épiderme présente deux types : pilifère à cellules allongées le long des nervures, stomatifère et à cellules larges dans les espaces interneuraux. Les cellules-mères se constituent de bonne heure, et, pour donner les cellules stomatiques, elles croissent moins que les éléments de l'épiderme. De la sorte les cellules voisines, démesurément élargies, se cloisonnent et isolent un petit segment du côté du stomate. Les cellules stomatiques se trouvent ainsi de temps en temps munies d'un cadre de quatre cellules dont la forme est assez particulière. Les fentes sont longitudinales, si ce n'est aux bifurcations des nervures; là les séries de cellules épidermiques divergent et les cellules stomatiques, au point de jonction, se placent perpendiculairement à leur direction normale; les cellules de bordure y sont souvent beaucoup plus larges que dans les autres points.

Sur les Composées grasses, et en général celles qui ont des cellules épidermiques dépourvues d'orientation fixe, les fentes stomatiques affectent toutes les directions.

Dans la tigelle, les cellules épidermiques sont en files longues et étroites. Chaque stomate occupe toute l'épais-

seur d'une rangée dilatée à son niveau. Les cellules stomatiques sont allongées.

Situation radiale. — A ce point de vue, les stomates se rangent autour de plusieurs types. Jamais leur hauteur ne dépasse celle des cellules épidermiques. Rarement elle l'égale : *Dahlia Cervantesi*, *Carlina acaulis*. Dans le *Pre-nanthes purpurea*, les cellules épidermiques étant très petites, les cellules stomatiques les égalent en hauteur, ou peu s'en faut. On voit alors les deux arêtes internes circonscrire une petite arrière-chambre. L'antichambre est bien développée. D'ordinaire les stomates sont plus petits, et alors :

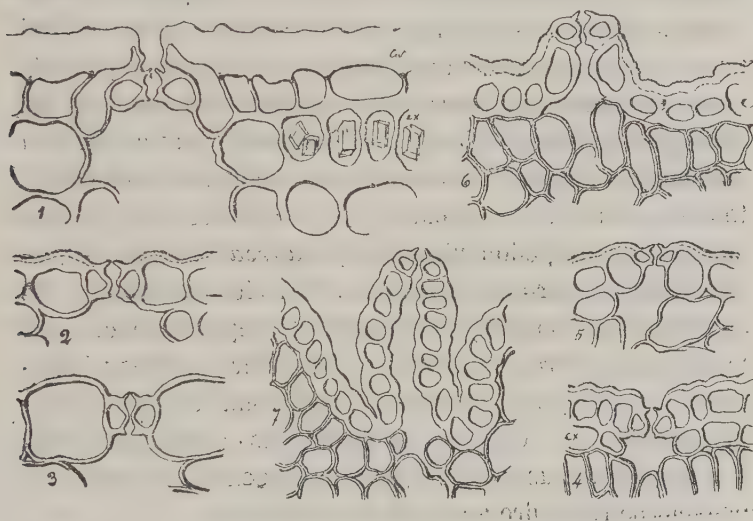
A. — Ils sont situés au milieu de la hauteur des cellules voisines qui les débordent en haut et en bas. Si la hauteur des cellules de bordure est peu inférieure à celle de l'épiderme, il n'y a qu'un puits peu accentué *Lactuca virosa*, *Hieracium virosum* (fig. 2.) *Cirsium oleraceum*. La différence est très grande dans l'*Helianthus annuus* (fig. 3.), et un large puits précède l'antichambre. La profondeur et l'étroitesse du puits peuvent être augmentées par une épaisse cuticule. Alors l'antichambre et l'arrière-chambre sont moins accentuées ou moins nettement séparées entre elles : *Cacalia repens* (fig. 1).

B. — Les bords internes de leurs cellules sont sur le même plan que ceux de l'épiderme, ce qui est rare : *Chondrilla juncea* (fig. 4).

C. — Leurs bords externes sont au même niveau que le bord libre de l'épiderme. Alors les cellules épidermiques limitent latéralement la chambre aérifère au moins dans une partie de son étendue. Ce cas présente plusieurs variétés :

1° Les cellules voisines restent sensiblement au même

niveau que les cellules épidermiques ordinaires. La portion interépidermique de la chambre aérifère est très petite : *Lasthenia glabrata*, *Tolpis barbata*, *Tragopogon pratensis*, *Leontodon hispidum*, *Picris hieracioides*, *Hieracium prostratum*, *Urospermum Dalecampii*, *Microlonchus salmanticus*, *Silybum Marianum* (ex parte) *Centaurea cyanus*. — La plus grande partie de la chambre aérifère est interépidermique : *Antennaria dioica*, *Sonchus tenerri- mus*, *Lapsana communis*, *Arnoseris minima* (fig. 5). *Serratula tinctoria*.



FIGURES 1-7. — Stomates en coupe transversale.

1. *Cacalia repens*. — 2. *Hieracium virosum*. — 3. *Helianthus annuus*.
— 4. *Chondrilla juncea*, — 5. *Arnoseris minima*. — 6. *Artemisia Cina*.
— 7. *Silybum Marianum*. — *ex*, Exoderme.

2° Les cellules épidermiques péristomatiques se dressent et soulèvent le stomate sur un petit mamelon : *Artemisia Cina* (fig. 6), *A. Absinthium*, *Helminthia echivoides*, *Ci-*

nara corsica, *C. Cardunculus*, tigelle de *Xanthium strumarium*.

3° Toute une série de cellules épidermiques se soulève en masse en une crête que surmonte le stomate : *Silybum Marianum* (fig. 7).

Ces diverses situations ne se produisent pas au hasard. Elles sont liées intimement à la nature de la tige et à la structure des tissus corticaux. Plusieurs variétés coexistent sur une seule plante, à un même niveau, si ces tissus y revêtent plusieurs aspects. L'étude de l'exoderme nous montrera l'influence de cette assise. Sur une coupe de *Silybum*, à côté de la forme représentée dans la figure 7 et qui ne se trouve qu'au fond des sillons, on remarque des élévures moindres sur leurs parois, et enfin des stomates qui ne dépassent pas le niveau de l'épiderme aux confins du collenchyme. Dans l'*Absinthe*, la saillie des cellules péristomatiques n'est pas accentuée sur les grosses tiges stériles comme sur les pédoncules. Le *Centaurea Scabiosa* donne lieu à des remarques analogues. Dans les pédoncules, les stomates sont soulevés de manière à reproduire exactement notre figure de l'*Artemisia Cina*. Sur les tiges végétaives, ils sont moins soulevés. Avant leur complet développement, les cellules épidermiques péristomatiques, s'accroissant plus rapidement que les cellules de bordure, peuvent se rejoindre au-dessous du stomate.

POILS. — Situation superficielle. — Les Composées à tiges absolument glabres sont rares ; *Kleinia*, *Silphium*, *Dahlia*, etc.; encore dans ces dernières trouve-t-on quelques poils sur les tiges jeunes. Nous ne connaissons pas de poils sur la tigelle, bien que cette sorte de tige ait un épiderme nettement défini par la présence constante des sto-

mates. Les rhizomes en sont aussi plus ou moins dépourvus. La plupart des tiges aériennes possèdent des poils mécaniques d'un seul ou de plusieurs types auxquels s'ajoutent souvent des poils glanduleux. Sur les tiges aériennes leur développement varie : 1° suivant la région de la tige; 2° suivant l'espèce; 3° suivant l'habitat.

Nés de bonne heure, les poils forment aux extrémités des jeunes tiges un épais duvet : ils sont écartés ensuite par l'accroissement intercalaire. Ils peuvent aussi être éclaircis par la chute d'un certain nombre d'entre eux. Indépendamment de ces variations liées au développement, les poils considérés sur la tige formée sont plus nombreux au sommet des tiges de la plupart des Liguliflores et particulièrement dans les pédoncules. Dans le *Doronicum Pardalianches* également, ils sont prédominants sous la calathide ; dans le *Doronicum Caucasicum*, on n'en trouve qu'à ce niveau.

Les poils peuvent être plus abondants ou même localisés sur les nervures ; on a alors des bandes surtout pilifères alternant avec des bandes surtout stomatifères (Scorsonère).

Les tiges florales se comportent parfois autrement que les tiges végétatives. Ainsi, les pédicelles extrêmement grêles que l'on trouve mélangés au Semèn-contrà d'Alep (*Artemisia Cina*) sont entièrement dépourvus de poils mécaniques aussi bien que les feuilles qu'ils portent, tandis que, d'après la description donnée par M. Wilkomm et citée par M. Planchon (1), les feuilles végétatives sont couvertes de poils aranéeux. Les tiges en possèdent certainement de semblables. Par contre, l'*Artemisia ramosa* (Sc-

(1) Guilbourt et Planchon. Hist. nat. des Drogues simples, 6^e édition, 1876, t. III, p. 40.

men-contrà de Barbarie), l'*Absinthe*, les *Artemisia vulgaris*, *pontica*, *mutellina*, etc. en portent sur les pédicelles comme sur les tiges végétatives. Les poils glanduleux existent sur les pédicelles de l'*Artemisia* Cina aussi bien que sur ceux des autres espèces.

Ainsi, les caractères de répartition des poils sont extrêmement variables dans la famille, parfois dans le genre, tout en indiquant parfois la parenté des espèces. La taxonomie peut en tirer de bons caractères surtout spécifiques. Dans leur application il faut connaître la loi des variations individuelles dues non plus seulement à la région considérée, mais à l'habitat de la plante.

L'habitat, au reste, n'influe que sur le degré de développement du système pileux sans modifier le type de poils propre à l'espèce considérée. Certains groupes présentent toujours des poils puissamment développés, et chez des espèces qui habitent les stations les plus diverses. On trouve un duvet compacte aussi bien sur le *Filago germanica* des champs arides que sur l'*Antennaria dioica* des pelouses des montagnes, le *Gnaphalium uliginosum* des marécages et des ruisseaux, et l'edelweiss (*Leontopodium alpinum*), dont la station est au voisinage des neiges éternelles.

Dans les Gnaphaliées, Artémisiées, etc., les poils passifs constituent l'organe de protection le plus efficace de la tige, aussi les trouve-t-on abondants chez les espèces soumises à des variations brusques de température, à une atmosphère dont l'état hygrométrique est trop élevé, ou à une sécheresse excessive. Mais il faut se garder de considérer un caractère de cette sorte comme appartenant en propre à telle ou telle station. Chaque station présente côte à côte des plantes velues et des plantes glabres. A côté de l'edelweiss, les hautes régions alpines nous offrent l'*Aronicum scor-*

pioides, le *Carlina acaulis*, var. *caulescens*, qui sont à peu près glabres. Les rochers et lieux arides qui portent divers *Filago*, *Antennaria*, etc., présentent le *Cacalia repens* chez qui le parenchyme riche en suc constitue un organe protecteur non moins efficace.

Inutile de multiplier les exemples. La répartition de l'appareil pileux offre une certaine fixité dans un groupe naturel, et elle n'influe que médiocrement sur la répartition géographique de la plante, car d'autres systèmes peuvent suppléer le système pileux si les conditions de milieu exigent, soit une protection contre les agents extérieurs, soit une extension de la surface en contact avec l'atmosphère.

Situation radiale. — Le plus souvent les poils naissent d'une cellule épidermique située comme toutes ses congénères. Lorsque les poils sont insérés sur plusieurs cellules épidermiques, celles-ci sont soulevées en masse, et l'écorce, suivant l'entraînement, forme une proéminence qui remplit toute cette cavité. Cette disposition est commune dans les gros poils, mécaniques ou glanduleux, des *Liguliflores*.

Les poils glanduleux à pédicelle court s'insèrent fréquemment dans un retrait de l'épiderme. Prenons l'Absinthe pour exemple, et cherchons dans le développement la façon dont cette particularité s'y réalise. L'*Artemisia Absinthium* possède des poils mécaniques et des poils glanduleux dont la structure a été décrite. Au début, les deux ordres de poils, bien que n'ayant pas encore leur forme caractéristique, se distinguent déjà. Dès que les poils sont bicellulaires, la cellule supérieure est renflée en sphère dans le poil mécanique, tandis que dans le poil glanduleux elle ne surpasse pas les dimensions de l'inférieure. D'autre part, dans le premier, le suc cellulaire devient très abondant et

refoule le protoplasma en une mince couche pariétale contenant le noyau. Dans le second, le protoplasma reste condensé. Il semble que le poil glanduleux attire plus abondamment les matériaux nutritifs, ce qui détermine l'atrophie des cellules sous-jacentes de l'épiderme. Aussi ces glandes, entièrement développées, sont-elles logées dans une légère dépression due à un arrêt de développement des cellules épidermiques. La même disposition se retrouve dans les *Artemisia vulgaris*, *pontica*, *abrotanum*, *spicata*. Elle est moins accusée dans l'*Artemisia glacialis*. Au contraire, chez l'*Artemisia annua*, d'après la description de M. Martinet, l'exoderme participerait aussi à la réduction de hauteur. Dans le *Grindelia squarrosa*, la fossette où s'insère la glande massive et subsessile est encore plus profonde.

Orientation. — Quand les poils sont formés de plusieurs séries, l'anatomie doit tenir compte de l'orientation des cloisons longitudinales. Lorsqu'il y en a plusieurs, deux sont d'ordinaire respectivement radiale et tangentielle par rapport à la tige. Il est le plus souvent impossible, à l'inspection de l'épiderme adulte, de reconnaître lesquelles ont apparu les premières.

La question de l'orientation est plus intéressante lorsqu'il y a une seule cloison séparant le poil en deux séries. Cette orientation est en effet très constante, non seulement dans l'espèce, mais souvent dans des groupes plus étendus. Très généralement cette cloison est transverse, en sorte que l'on a une série supérieure, et une série inférieure.

Dans les poils ordinairement unisériés, tels que les poils mécaniques du *Prenanthes purpurea*, on voit parfois apparaître une cloison ainsi orientée.

Les poils glanduleux surtout sont fréquemment composés de deux séries longitudinales. En voici quelques exemples :

A. — Orientation transverse : *Artemisia Absinthium*, *A. Cina*, *A. ramosa*, *A. vulgaris*, *A. pontica*, etc., *Pyrethrum roseum*, *Anthemis nobilis*, *Balsamita vulgaris*, *Lappa major*.

B. — Orientation radiale, c'est-à-dire, comme celle des fentes stomatiques, parallèle à la direction de la tige : *Inula Conyza*, *Inula Helénium*, *Xanthium strumarium*.

CHAPITRE III

Écorce.

LIMITES DE L'ÉCORCE ET DE SES TROIS ZONES

Nous ayons vu l'épiderme formé d'une seule assise de cellules. Par suite, tous ses éléments jouissaient doublement des propriétés des couches limitantes. Aussi leur structure différait-elle de celle de toutes les autres cellules parenchymateuses. L'écorce est formée d'un tissu massif. Il en résulte que ses cellules sont, dans la plus grande partie de la région, homogènes, les rangées interne et externe se distinguant seules comme assises limitantes. Au reste les deux assises limitantes ne se différencient pas de la même façon.

La couche externe, exoderme, est en contact avec l'épiderme, système à évolution très simple qui s'harmonise parfaitement avec celle de l'écorce. Aussi n'y a-t-il pas de conflit sur cette frontière, et le parenchyme cortical en rapport avec le parenchyme épidermique se distinguera des autres éléments corticaux, mais souvent les différences seront assez peu tranchées.

L'endoderme au contraire se trouve en rapport avec un système essentiellement actif, dont les éléments ont une

tendance marquée à produire de nouveaux tissus et à s'étendre aux dépens de l'écorce. Les faisceaux eux-mêmes se cantonnent dans les régions où il y a le plus de place, c'est-à-dire à la périphérie. Cette force centrifuge des faisceaux jointe à l'activité du péricycle nécessite à la limite interne de l'écorce la présence d'une assise ayant pour propriété de maintenir dans leurs limites les systèmes appartenant au cylindre central. Aussi l'endoderme est-il différencié non seulement comme zone anatomique secondaire, mais aussi comme système, comme organe, comme tissu.

La surface externe de l'écorce répond à la surface interne de l'épiderme, tantôt unie, tantôt pourvue de côtes et de sillons. Pourtant elle ne suit pas les élevures épidermiques que surmontent parfois les stomates.

La surface interne est généralement celle d'un cylindre. Elle devient sinueuse quand certaines parties du cylindre central, plus développées que les autres, soulèvent les régions correspondantes de l'écorce. Cette limite est facile à suivre grâce aux caractères spéciaux de l'endoderme. L'endoderme limite l'écorce, non pas seulement à l'égard du cylindre central, mais aussi à l'égard des systèmes qui se forment entre les systèmes homologues de la tige et des membres latéraux, et qui, nés dans la région corticale de la tige, ne lui appartiennent plus une fois qu'ils sont différenciés comme pièces de raccord. Les racines naissant dans la profondeur perforent réellement l'écorce pour se faire jour au dehors : en sorte qu'elles s'en distinguent dès l'origine et par leur mode même de formation. L'endoderme délimite donc dans l'écorce d'une tige adulte des canaux parcourus par des systèmes étrangers à cette écorce, systèmes qui ne lui appartiennent pas ou ne lui appartiennent plus. Ces

sortes de séquestres seront étudiés avec l'insertion des membres latéraux.

Ces limites de l'autoderme sont définies par celles de l'exoderme et de l'endoderme.

EXODERME

L'exoderme n'a qu'un seul caractère absolu, c'est d'être l'assise la plus externe de l'écorce. A cette propriété anatomique ne correspond, pas plus que pour l'endoderme, une structure ni un rôle constants. Mais fréquemment on observe chez l'exoderme des cellules égales à celles de l'épiderme avec lesquelles elles alternent régulièrement, tandis que les suivantes sont bien plus larges. Ses cellules sont souvent cubiques. Les méats sont peu prononcés sur leur face de contact avec l'épiderme, ce qui contraste avec les notables dimensions qu'ils possèdent sur leur face interne. L'exoderme est alors intimement uni à l'épiderme : il peut se décoller en masse avec lui et se séparer des couches autodermiques : *Madia sativa*, *Anacyclus Pyrethrum*, *Pyrethrum sinense*, *Carlina acaulis*, var. *caulescens*.

Si les relations de l'exoderme avec les cellules épidermiques d'une part et les cellules autodermiques de l'autre sont plus uniformes, si les méats sont les mêmes sur les deux faces ou s'ils s'annulent du côté interne comme du côté externe, l'exoderme tend à devenir moins distinct, même pour la forme des cellules. Pourtant, on le reconnaît encore dans bien des cas à ses cellules plus régulières et en rangée plus franchement délimitée que les cellules autodermiques.

RELATIONS AVEC L'ÉPIDERME. — Ces relations se manifestent dans la manière dont cette couche se comporte à l'égard des *stomates*. Quand l'exoderme est nettement différencié, il délimite la chambre aérifère, comme le font d'autres fois dans leur portion profonde les parois latérales des cellules épidermiques. C'est alors que les cellules stomatiques sont enfoncées entre les cellules épidermiques jusqu'à se placer au niveau de leur face interne. Ces rapports sont nettement indiqués dans la figure 4.

L'abondance des stomates est également en rapport avec la structure de cette assise. Lorsqu'elle est peu distincte, que ses éléments se confondent avec le parenchyme vert de l'autoderme, les stomates sont nombreux : *Antennaria dioica*, *Serratula tinctoria*, *Arnoseris minima*, *Tolpis barbata*, *Hypochaeris radicata*, etc. — Ils sont nombreux aussi, malgré la différenciation nette de l'exoderme, quand le parenchyme vert sous-jacent acquiert une puissance considérable : *Chondrilla juncea*. — Dans les tiges florales de *Taraxacum officinale*, où le développement du parenchyme vert ne compense pas l'épaississement collenchymateux uniforme de tout l'exoderme, les stomates sont rares. — Sur une coupe transversale pratiquée dans une tige de *Tragopogon pratensis*, la région externe de l'écorce est formée ici de cellules vertes irrégulières, là de rangées collenchymateuses. Ces dernières correspondent aux faisceaux. Les stomates sont localisés en face des aires vertes riches en méats. Il en est de même dans les *Scorzonera*, *Lapsana*, etc. Chez le *Centaurea Scabiosa*, la couche corticale la plus externe ressemble entièrement aux assises sous-jacentes dans le pédoncule et les portions supérieures de la tige. Mais vers la base, l'exoderme, sans être aussi parfaitement différencié que chez d'autres plantes, se reconnaît à ses éléments sen-

siblement quadrangulaires, à ses parois un peu épaissies et à son contenu chlorophyllien moins abondant que celui des assises profondes. Cette différence n'est pas sans relation avec celle que nous avons signalée dans la situation radiale des stomates des deux régions.

En résumé : l'aspect de l'exoderme peut le plus souvent permettre de préjuger la nature et la répartition des stomates, parce que l'influence des variations de l'autoderme est transmise à l'épiderme par son intermédiaire.

Si l'autoderme est riche en collenchyme, les portions correspondantes de l'exoderme sont également épaissies, et les stomates sont rares. — L'épaississement de l'exoderme existe en l'absence d'épaississements autodermiques; l'exoderme se comporte alors physiologiquement comme la partie interne de l'épiderme. Dans ce cas, de même qu'en l'absence d'exoderme, l'abondance des stomates sera en raison de la puissance du parenchyme vert. La forme des cellules chlorophylliennes importe peu : les stomates sont nombreux avec des cellules isodiamétriques dans les pédoncules infundibuliformes de l'*Arnoseris minima*, dans les tiges de *Lapsana communis*, aussi bien que chez le *Chondrilla juncea* où elles affectent la forme en palissades.

RELATIONS AVEC L'AUTODERME. — Dans les tiges où les portions externes de l'autoderme se différencient en couches de parenchyme vert et en couches de soutien alternant entre elles, l'exoderme étant en rapport du côté interne et au niveau de ces dernières avec des éléments plus différenciés que ceux du parenchyme épidermique est plus fortement impressionné par l'autoderme que par l'épiderme, et lie son évolution à celle des éléments de cette zone. L'exoderme présente alors des portions collenchymateuses ou hypodermiques au niveau des nervures et dans leur voisinage, des

portions de parenchyme vert dans les régions interneurales : *Echinops sphærocephalus*, *Silybum Marianum*, *Cinara corsica*, *C. Cardunculus*, *Cirsium palustre*, *C. monspesulanum*, *Serratula tinctoria*, *Centaurea Scabiosa*, *C. cyanus*; *Antennaria dioica*, *Matricaria inodora*, *Anthemis tinctoria*, *Chrysanthemum segetum*.

Bien que gorgé de chlorophylle, il se distingue parfois encore à la forme de ses éléments : *Microlonchus salmanticus*, *Carduus nutans*, *Grindelia squarrosa*, *Helichrysum angustifolium*, *Pyrethrum sinense*.

C'est surtout lorsqu'il est collenchymateux dans toute la périphérie que l'exoderme constitue une assise régulière et bien distincte : *Carthamus tinctorius*, *Centaurea ruthe-nica*, *Cirsium acaule*, *C. oleraceum*, *Carlina acaulis*, *Vernonia novæ-boracensis*, *Madia sativa*, etc.

N'oublions pas que ces types se rapportent à un développement moyen, et que, suivant les niveaux, on peut en voir plusieurs sur une même tige se substituer l'un à l'autre.

LIÈGE. — Le liège se forme souvent aux dépens de l'exoderme. Une première cloison apparaît tangentiellement dans chaque cellule, et le segment interne reste caractérisé comme exoderme. Le segment externe est seul phellogène : *Ptarmica moschata*, *Artemisia pontica*, *A. abrotanum*, *Scorzonera hispanica*, *Hieracium prostratum*. Cette subérisation est compatible avec la persistance de l'épiderme, lorsqu'elle reste limitée, et que l'épiderme lui-même épaissit et subérise ses parois : *Prenanthes purpurea*. La formation du liège est rejetée dans l'épiderme lorsque l'exoderme, plus hautement différencié, constitue un appareil spécial, l'appareil oxaligène du *Cacalia repens*. — Fréquemment l'exoderme est entièrement exfolié avec le liège, l'assise

phellogène étant plus profondément située. Nous étudierons cette formation avec l'autoderme, et nous insisterons davantage alors sur les caractères du liège, puisque cette zone est son lieu d'élection. Notons seulement que dans l'*Anacyclus Pyrethrum* où l'exoderme est intimement allié à l'épiderme, c'est l'assise immédiatement sous-jacente qui devient phellogène.

SYSTÈME SÉCRÉTEUR. — L'exoderme du *Cacalia repens* constitue un système sécréteur. Ses éléments emmagasinent l'oxalate de chaux en beaux prismes simples clinorhombiques (fig. 1). Toutes les cellules en renferment, sauf celles qui limitent les chambres sous-stomatiques. Les autres en contiennent en moyenne 2-5. Ce fait est exceptionnel : l'absence de cristaux volumineux (1) d'oxalate de chaux est un caractère d'une grande constance chez les Composées ; et en général, comme M. Vesque (2) en a fait la remarque, les propriétés des cristaux et autres concrétions minérales sont de celles auxquelles on reconnaît le plus sûrement les familles. Ce qui prouve d'ailleurs qu'au cas particulier la présence des cristaux est en rapport avec des conditions anatomiques toutes particulières, c'est que d'autres *Cacalia* : *C. suaveolens*, et même *C. intermedia* qui est aussi une plante grasse, mais moins charnue, ne possèdent pas de cristaux. Ce caractère semble lié au développement extrême du tissu parenchymateux. Mais il est plus difficile de préciser la nature de cette relation. Si pourtant l'on considère que, d'une part, certaines plantes pourvues normalement

(1) Je fais cette restriction, parce qu'on trouve souvent de fins cristaux dans l'embryon où ils deviennent des enclaves des grains d'aleurone.

(2) J. Vesque. De l'Anatomie des tissus appliquée à la classification des plantes. Nouv. Arch. Museum, 2^e série, t. IV, 1881.

de cristaux les perdent par l'étiollement ainsi que M. Schultze (1) l'a démontré pour le *Polygonum cuspidatum*; que d'autre part les plantes dont le suc est riche en sels et qui sont très aptes à se charger de cristaux deviennent souvent des plantes grasses ou tout au moins charnues, ainsi qu'on le constate dans la flore littorale (*Crithmum*, *Crambe*, *Salicornia*, *Mesembryanthemum*, etc.), et dans la flore des steppes (d'après M. Franchet), on admettra volontiers que c'est l'excès d'acide oxalique qui a déterminé l'hypertrophie parenchymateuse de la plante et l'a rendue *cactiforme*, fait aussi extraordinaire chez les Composées que la présence des cristaux.

Certaines familles (Cactées, Crassulacées, *Mesembryanthémées*) sont composées exclusivement de plantes grasses, et toutes sont d'une grande richesse en acide oxalique. Les cristaux d'oxalate de chaux s'y accumulent en quantité énorme, puisqu'ils atteignent, chez de vieilles tiges de Cactées, le poids énorme de 85 p. 100 de la matière sèche (2). Chez les Composées, la structure cactiforme est exceptionnelle; elle s'y accompagne du seul exemple de la présence de cristaux connu dans ce vaste groupe, abstraction faite des tissus de l'embryon, tissus charnus, eux aussi. Il est clair, par suite, que cette formation est en rapport avec les conditions de milieu qui déterminent la structure de plante grasse. Il en résulte que ce développement des cristaux est un caractère adaptationnel au premier chef (éphymermique de M. Vesque).

Les cristaux n'existent que dans l'exoderme. A peine en trouve-t-on quelques-uns de petits et mal conformés dans la

(1) E. Schultze (Landw. Versuchstat. XIX, p. 172), cité par Rauwenhoff, in Ann. Sc. nat. Bot., 6^e sér., t. V, 1878.

(2) Ph. Van Tieghem. Botanique, p. 526.

deuxième assise de l'écorce. Cette localisation d'un système aussi spécial n'est pas sans importance au point de vue de l'autonomie de l'exoderme.

AUTODERME.

L'autoderme est l'écorce proprement dite, la portion sur laquelle l'influence des régions voisines se fait le moins sentir. Pourtant il se peut que cette influence ne soit qu'amortie par les deux couches limitantes sans être annihilée. Souvent les couches externes possèdent des caractères transitoires entre l'exoderme et l'autoderme moyen, ou forment avec l'exoderme un tissu de soutien spécial, l'hypoderme. Du côté interne le changement est plus brusque. Parfois pourtant : *Centaurea Scabiosa*, *Carthamus tinctorius*, *Inula Helenium*, les couches les plus internes sont, de même que l'endoderme, frappées de sclérose.

L'épaisseur de l'autoderme est intimement liée aux conditions de milieu ; nous y reviendrons. Les principaux systèmes qui le traversent sont le stéréome hypodermique, le stéréome intracortical, le système subéreux, le système sécréteur.

STÉRÉOME HYPODERMIQUE. — Il est le plus souvent collenchymateux, surtout abondant dans les portions élevées de la tige. — Il forme une gaine continue et régulière (*Lactuca virosa*). — Il est localisé aux côtes (*Balsamita vulgaris*). — Au niveau des côtes il s'étend jusqu'à l'épiderme ; mais dans les espaces interneuraux il n'occupe que la partie profonde, la portion externe, y compris l'endoderme, étant un parenchyme véritable (*Silybum Marianum*).

STÉRÉOME INTRACORTICAL. — Les cellules lignifiées éparses dans le parenchyme autodermique sont rares chez les Composées; mais il n'est caractère anatomique si constant qu'il ne présente quelque exception dans un groupe naturel un peu étendu.

Dans l'autoderme de *Stiftia chrysantha*, du groupe des Labiatiflores, ces cellules sont abondantes, mais surtout sous l'insertion des feuilles. Elles sont bien plus nombreuses dans les pétioles que dans la tige. Plusieurs plantes n'en ont que dans le rhizome : *Senecio Cineraria*. Dans d'autres la tige en est dépourvue, tandis que la racine en possède : *Pyrèthre officinal*.

SYSTÈME SUBÉREUX. — Le système subéreux comprend le liège et rien de plus. Son étude revient donc à celle de la répartition du liège.

Le liège est un tissu protecteur d'origine secondaire qui se rencontre dans tous les points où, normalement ou accidentellement, une protection nécessaire n'est pas efficacement réalisée par des éléments d'origine primaire. — Cette définition suffit pour montrer que la production du liège est possible chez toutes les plantes à tissus différenciés et dans toutes les portions susceptibles d'acquérir des formations secondaires. Comme d'autre part le liège présente une structure très uniforme, ses caractères ne permettent guère d'établir les affinités des plantes. Son étude est néanmoins instructive; car il reste comme témoin des conditions de milieu en présence desquelles la plante ne pouvait vivre sans une protection spéciale, et aide à déterminer l'habitat de la plante. Voici comment le liège se produit fatalement et en vertu de lois biologiques simples dans tous les cas où sa présence est utile.

Chaque fois que des éléments vivants sont mis à nu ou se trouvent au contact soit de corps étrangers, soit d'autres éléments mortifiés ou dont la vitalité est ralentie et qui agissent comme corps étrangers, le *contact irritant* de l'atmosphère ou d'un tel corps se traduit par une inflammation. Ce premier phénomène est le même chez tous les êtres vivants, chez tous les éléments jeunes, végétaux ou animaux ; mais la destinée du tissu inflammatoire varie selon que l'être considéré est pourvu d'un système nerveux, ou en est dépourvu comme les plantes.

Chez l'homme où l'unité organique est parfaite, où l'influence du système nerveux centralise et domine l'évolution de chaque unité biologique, tout tissu morbide doit rentrer dans la règle, reprendre la forme et les fonctions attribuées à la région qu'il occupe (cicatrisation) ou disparaître à bref délai (suppuration, élimination d'une eschare). Dans le végétal, où tous les éléments ne sont pas aussi étroitement solidaires les uns des autres, l'évolution d'un tissu jeune est déterminée seulement par les corps en contact avec lui. Dans le développement normal, les relations des diverses portions du méristème formateur sont constantes : aussi l'évolution est-elle régulière. Mais dans un tissu inflammatoire où les connexions sont absolument anormales, le développement sera aussi tout particulier. L'organisation de ces éléments les différenciera en un tissu cicatriciel : ce tissu, c'est le liège.

Le liège se forme sur toutes les plaies vives, mutilations artificielles, gerçures provenant de la surdistension des stomates et mettant à nu le parenchyme. Dans la nature, c'est le plus souvent le liège qui détermine l'exfoliation en masse de l'épiderme et des couches extérieures et devient ainsi assise protectrice externe. Voici ce qui se passe alors.

Quand l'écorce s'accroît rapidement, les assises les plus externes doivent se distendre beaucoup plus que les autres. Sur une coupe transversale l'augmentation de surface d'une assise S , d'épaisseur a prise vers la périphérie, sur une assise s , de même épaisseur, prise plus profondément, est facile à calculer : r étant la distance de celle-ci au centre, t la distance qui sépare les deux assises, on démontre aisément que cette augmentation :

$$S - s = 2 \pi (a^2 + a t).$$

Or, par leur situation loin de l'assise génératrice et de l'appareil conducteur, la vitalité de ces assises externes, bien loin de s'accroître dans la proportion de leurs besoins, diminue. Pour peu qu'il s'y joigne quelque action nocive du milieu externe, les assises périphériques ne pourront suivre le développement. Agissant comme corps étrangers, elles détermineront la prolifération d'une couche plus profonde, et l'assise phellogène se constituera. On sait comment les assises externes du liège se subérisent, meurent et s'exfolient. L'obscurité, un état hygrométrique élevé, l'habitat aquatique surtout s'accompagnent d'une hypertrophie parenchymateuse. Aussi l'écorce est-elle bien plus développée dans les rhizomes que dans les tiges aériennes. Dans les plantes des marécages, *Senecio paludosus*, on voit un brusque changement de diamètre entre les portions développées dans l'eau et celles qui sont émergées dès leur naissance. Voilà pourquoi les rhizomes sont généralement limités par une assise subéreuse. Sans cette dilatation, l'action mécanique de la terre ne déterminerait pas l'usure des couches superficielles; l'action de l'eau, annulée par une cuticule imperméable ne ralentirait pas la vitalité des couches externes. Nous voyons en effet les plantes fran-

chement aquatiques, dont l'épiderme est adapté à un diamètre à peu près constant de la tige, entièrement dépourvues de système subéreux. Il ne faudrait pas croire que, dans le *Senecio paludosus*, nous ayons observé le liège seulement sur la base submergée des grandes tiges aériennes. Des tiges très jeunes, dont le sommet n'est pas encore émergé, possèdent aussi l'assise subéreuse.

Dans les rhizomes, le liège normal ne s'observe pas seulement à la périphérie. On sait que ces tiges possèdent des feuilles réduites à des écailles. La subérisation de ces écailles se propage dans l'écorce aux faisceaux qui en descendent. Ces faisceaux sont de véritables séquestres, bientôt isolés du parenchyme par une assise phellogène circulaire. Cette assise, dans le *Nardosmia fragrans*, est formée aux dépens du péricycle spécial entraîné par le faisceau.

Je ne puis quitter le sujet de la genèse du liège sans faire allusion au très intéressant mémoire de M. Bertrand (1) sur l'action des surfaces libres. Les conditions anatomiques de la production du liège comme des autres tissus secondaires y sont indiquées avec une grande précision. Nous nous associons pleinement à la dernière conclusion de ce travail d'après laquelle le savant professeur de Lille annonce que la même loi s'applique à divers points d'histogénie humaine. Toutefois on ne sera pas surpris qu'un médecin renverse les termes du problème, et prenne pour point de départ la pathologie humaine où certaines notions de biologie générale ont été plus approfondies que dans la pathologie végétale. Nous pensons donc qu'il y aurait avantage à substituer à ce terme de *surfaces libres* celui de *contacts*

(1) E. Bertrand. Loi des Surfaces libres, in Bull. Soc. bot., t. XXXI, 1884, p. 2.

irritants déterminant des phénomènes inflammatoires dans tout élément actif. Tous les faits de M. Bertrand subsistent; il n'y a au fond qu'une question de propriété de terme, et d'unité d'appellation pour un même phénomène. Le terme que nous proposons s'applique à tous les cas, tandis que celui de surface libre est insuffisant. M. Bertrand en convient implicitement, puisque dans bien des cas il admet que la surface libre n'est que *virtuelle*, c'est-à-dire n'est pas libre.

SYSTÈMES SÉCRÉTEURS. — L'appareil sécréteur, puissamment développé dans l'autoderme, y est représenté par deux systèmes. Le premier est constitué par des cellules parenchymateuses qui se remplissent d'huile essentielle sans se différencier. Ce sont des cellules ordinaires, éparses dans le parenchyme, qui prennent cette propriété. Elles n'ont pas d'histoire anatomique.

Canaux oléifères. — Le deuxième, beaucoup plus intéressant, est constitué par des files de cellules qui déversent leur produit dans des canaux intercellulaires. Les canaux oléifères font constamment défaut dans la tige des Liguliflores, ainsi que dans celle des Labiatiflores, si nous en jugeons d'après le *Stiftia chrysantha* et le *Barnadesia rosea*, les seules plantes de ce groupe exotique que nous ayons pu nous procurer dans les serres du Museum.

Ils existent avec une grande constance dans l'écorce des Ambrosiacées, des Radiées, des Tubuliflores. Cependant on n'en trouve pas, tout au moins dans les tiges aériennes, chez: *Vernonia novæ-boracensis*, *Eupatorium cannabinum*, *Gnaphalium supinum*, *G. berteroanum*, *Heli-chrysum angustifolium*, *Inula bifrons*, *Helenium tenuifolium*, *Calendula officinalis*, *Tripteris cheiranthoides*,

Vuillemin.

Echinopssphaerocephalus, *E. tricholepis*, *Centaurea solstitialis*, *Galactites tomentosa*, *Carduus nutans*, plusieurs *Cirsium*, etc. M. Van Tieghem en a cité plusieurs autres, notamment : *Gnaphalium citrinum*, *Echinops exaltatus*.

Situation radiale ou en profondeur. — Les canaux oléifères apparaissant le plus souvent dans la région interne de l'écorce, nous ne séparerons pas, pour leur étude, l'autoderme de l'endoderme, bien qu'ils ne contractent pas aussi généralement que dans la racine de relations intimes avec l'assise limitante interne.

Ce qui caractérise le plus généralement les canaux de la tige, et permet de les opposer à ceux de la racine, du moins dans la période primaire, c'est qu'ils sont *bordés de cellules spéciales*, fait sur lequel M. Van Tieghem (1) a appelé l'attention. Dans la racine, ce sont des cellules équivalentes de celles du parenchyme cortical ou de l'endoderme qui ont cette fonction ; dans la tige, le plus souvent du moins, les cellules sécrétrices naissent par division cruciale de tels éléments. Les cellules sécrétrices sont donc dans la racine équivalentes de celles qui les entourent ; dans la tige elles en sont des dérivés. Ce mode de formation entraîne cette conséquence que, dans la tige, le canal est toujours bordé de cellules qui lui appartiennent en propre, tandis que dans la racine une cellule sécrétrice déverse souvent son produit dans deux canaux situés de part et d'autre.

De cette première différence en découle une autre, c'est que dans la racine, les cellules sécrétrices n'ayant pas comme telles une différenciation particulière pourront exister dans un système quelconque, fût-il différencié histologiquement en vue d'une autre fonction comme c'est le cas

(1) Ph. Van Tieghem. Sur les canaux oléifères des Composées. Bull. Soc. bot., t. XVIII, 1871.

pour l'endoderme. Et de fait les cellules oléifères de la racine appartiennent à cette membrane. Dans la tige elles auront au contraire une tendance à s'*individualiser* à son égard. M. Van Tieghem avait même donné ce caractère comme ayant la même généralité que la présence de cellules spéciales : « Dans la tige et les feuilles, ils sont bordés de « cellules sécrétrices spéciales, *individualisés par conséquent* par rapport à l'endoderme (1). »

Cette conséquence n'est pas nécessaire. Dans ce conflit entre deux systèmes : assise à plissements et système oléifère, dont la situation naturelle est la même région anatomique, l'endoderme, ce n'est pas toujours le système à plissements qui a l'avantage. Ainsi que nous l'avons signalé dans le *Senecio cordatus* (2) (fig. 8), l'assise à plissements

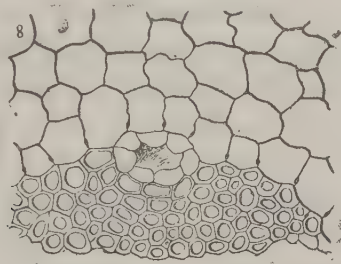


FIGURE 8. — *Senecio cordatus*.

Canal oléifère endodermique, en dedans de l'assise à plissements.

se trouve refoulée du côté externe par le système sécréteur très précoce, différencié bien avant cette assise. L'endoderme, système de cellules plissées, ne coïncide donc pas

(1) Ph. Van Tieghem. Sur la situation de l'appareil sécréteur dans les Composées. Bull. Soc. bot., t. XXX, 1883.

(2) P. Vuillemin. Remarques sur la situation de l'appareil sécréteur des Composées. Bull. Soc. bot., t. XXXI, 1884, p. 108.

avec l'endoderme-région, fait jusqu'à présent unique chez les Phanérogames. L'étude du développement démontre d'ailleurs que le système sécréteur ne provient pas du péri-cycle, comme on pourrait le croire à l'aspect de cette situation paradoxale.

D'habitude, les avantages que lui confère le droit de premier occupant ne permettent pas au système sécréteur de modifier cette règle de position si fixe de l'assise à plissements; les deux systèmes s'enchevêtrent et les canaux sécréteurs *ne s'individualisent pas* à l'égard de l'endoderme. Dès 1871, M. Van Tieghem (loc. cit.) avait signalé cette disposition dans : *Tussilago Farfara*, *Cineraria maritima*, *Cirsium arvense*. M. Costantin (1) l'a figurée dans un rhizome de *Doronic*. Elle ne peut plus être considérée à présent comme exceptionnelle : elle existe en effet dans les tiges aériennes et souterraines de *Doronicum Caucasicum*, *D. pardalianches*, *Petasites officinalis*, *Tussilago Farfara*, *Adenostyles albifrons*, *Homogyne alpina*, *Cacalia suaveolens*, *C. intermedia*, *Eupatorium cannabinum*, *E. melissoïdes*, *Aronicum scorpioides*, *Senecio vulgaris*, *S. paludosus*, *Nardosmia fragrans*, *Biotia commixta*, *Palafoxia texana*, *Stevia ivæfolia*, *Serratula tinctoria*, *S. coronata*. Dans les *Lasthenia glabrata*, *Cinara corsica*, etc., on trouve tantôt cette forme, tantôt l'état habituel. L'*Inula Helenium* ne nous l'a présentée que dans les pédoncules communs de l'inflorescence.

Cette disposition spéciale se retrouve avec quelque constance dans certains groupes naturels. Pourtant elle n'est pas un indice infaillible des affinités. Ainsi à côté des *Cacalia suaveolens*, *C. intermedia* qui la présentent, nous

(1) J. Costantin. Étude comparée des tiges aériennes et souterraines. Ann. Sc. nat. Bot., 6^e sér., t. XVI, 1883, fig. 90.

trouvons la situation habituelle dans le *C. repens* ; et, à côté des *Senecio vulgaris*, et *S. paludosus*, le *S. cordatus* avec son type particulier. Enfin la coexistence de deux types dans une même plante prouve que cette disposition dépend des conditions de développement autant que de la nature de la plante.

Le plus souvent les canaux et leurs cellules de bordure sont rejetés en dehors de l'endoderme.

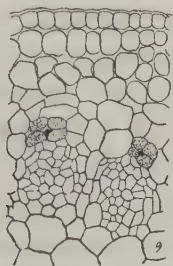


FIGURE 9. — Jeune tige de *Senecio vulgaris*.

Naissance précoce des canaux sécréteurs.

Toutes les exceptions ont pour origine un développement précoce de l'appareil sécréteur, devançant de beaucoup la différenciation de l'assise à plissements. Dans le *Senecio vulgaris* par exemple (fig. 9), on voit le système sécréteur différencié avant aucun autre système. A peine l'ébauche des faisceaux est-elle indiquée par un cloisonnement plus actif des cellules, combiné à une différenciation imparfaite de l'assise à plissements.

On avait cru tout d'abord que c'était la disposition radiale qui se conservait dans le rhizome, ou les feuilles radicales de certaines plantes. Cela est peu probable. Souvent en effet, l'appareil oléifère de la tige ne continue pas celui de la racine primaire, lors même qu'il occupe la région corres-

pendante (*Zinnia*). Dans les plantes citées on la trouve aussi bien dans les tiges aériennes que dans les rhizomes. Bien plus, dans l'*Inula Helenium* elle ne se rencontre que dans les pédoncules communs où l'endoderme n'est pas aussi net que dans le reste de la tige.

Primitivement le canal né, comme nous l'avons dit, par division cruciale d'une cellule, se trouve muni de quatre rangées axiles de cellules sécrétrices. Dans les régions où le parenchyme ambiant s'accroît beaucoup, les cellules différenciées de bonne heure comme éléments sécréteurs prennent part à cet accroissement. Mais leur nature et leurs fonctions leur assignent des dimensions assez constantes. Aussi ne tardent-elles pas à se cloisonner radialement (par rapport à l'axe du canal). On a ainsi 6-8 files. Leur nombre peut s'élever bien davantage. La multiplication extrême des éléments sécréteurs est surtout accusée dans les rhizomes où l'écorce s'épaissit beaucoup. On trouve notamment dans les tiges souterraines de l'*Arnica montana* les canaux bordés d'une vingtaine de séries cellulaires. Par suite de cette multiplication radiale, le méat augmente de diamètre, grâce à l'abondance des produits sécrétés par ses nombreuses cellules de bordure, et le cloisonnement radial suffit pour que l'appareil oléifère suive l'accroissement de la région.

Ce cloisonnement n'est pas toujours suffisant, et l'on voit fréquemment dans les tiges charnues : *Cacalia repens*, *C. intermedia*, *Xanthium strumarium*, des cloisons tangentielles apparaître tout autour de l'organe, et lui constituer des cellules annexes. La première disposition est plus fréquente dans les tiges souterraines où l'appareil oléifère est d'ordinaire le plus puissant, la deuxième dans les tiges aériennes.

Quand les canaux sont très larges et bordés de cellules

nombreuses et petites, il arrive parfois que quelques-unes de ces dernières proéminent à l'intérieur de la cavité et y constituent de véritables poils glanduleux, analogues à ceux qui produisent l'huile essentielle de Fougère mâle, et qui proéminent isolément dans les méats ordinaires sans y déverser leur contenu. Cette disposition se rencontre dans les vieux rhizomes d'*Arnica montana*, *Centaurea Scabiosa*, etc.

Situation en surface. — Les canaux oléifères n'ont pas seulement une situation fixe par rapport à l'endoderme; leur place est également réglée par rapport aux faisceaux. On les trouve donc non seulement à une profondeur à peu près constante; mais sur un même cercle, ils sont localisés à certains méridiens. Puisque leur course est parallèle à celle des faisceaux, que leur situation tangentielle et leur situation radiale sont fixes, leur parcours est déterminé par rapport aux trois directions de l'espace.

La situation des canaux par rapport aux faisceaux répond à deux types qui coexistent parfois.

A. — Les canaux sont opposés aux faisceaux : *Bellis perennis*, *Dracopis amplexicaulis*, *Cenia pruinosa*, *Cacalia repens*, *C. suaveolens*, *C. intermedia*, *Doronicum pardalianches*, *D. Caucasicum*, *Aronicum scorpioides*, *Senecio paludosus*, *S. cordatus*, *S. Cineraria*, *S. vulgaris*, *Ade-nostyles albifrons*, *Biotia commixta*, *Centaurea cyani*, *C. ruthenica*, *Microlonchus salmanticus*, *Carlina vulgaris*, *C. acaulis*, *Cinara Cardunculus*, *Cnicus benedictus*, *Carthamus tinctorius*, *Serratula tinctoria*, *S. coronata*.

B. — Canaux placés latéralement par rapport aux faisceaux; semblent opposés aux rayons médullaires : *Arnica montana*, *Inula Helenium*, *Pulicaria dysenterica*, *Eupa-*

torium cannabinum, *E. melissoides*, *Matricaria inodora*, *Anacyclus purpurascens*, *Pyrethrum sinense*, *Anthemis tinctoria*, *Chrysanthemum segetum*, *Artemisia camphorata*, *Achillea Millefolium*, *Ptarmica vulgaris*, *P. moschata*, *Balsamita vulgaris*, *Dahlia Cervantesi*, etc.

ENDODERME.

L'endoderme est une région anatomique qui n'a, comme telle, d'autre caractère absolument constant que sa situation d'une part: c'est l'assise limitante interne de l'écorce; et d'autre part, la discordance de ses éléments avec ceux de l'assise sous-jacente.

L'endoderme ne doit pas être opposé directement à l'épiderme, car il n'est qu'une région secondaire spécialisée ultérieurement dans une région équivalente de l'épiderme, l'écorce. Le véritable équivalent de l'endoderme, la seule assise avec laquelle on puisse absolument le mettre en parallèle, c'est l'exoderme. A un autre point de vue, l'endoderme se rapproche de l'épiderme et s'éloigne de l'exoderme; il est le siège d'un système spécial, caractérisé par des éléments qui lui sont propres, les cellules plissées. La concordance entre l'épiderme région et l'épiderme système est constante; elle n'est que très générale entre l'endoderme région et le système à plissements; mais elle n'est pas nécessaire. Nous avons vu, en effet, dans le *Senecio cordatus* l'assise à plissements refoulée par le système oléifère. L'étude du raccordement des racines avec la tige nous fera voir des éléments de l'écorce se revêtir aussi de plissements. L'assise à plissements peut donc exister en dehors de l'endoderme région, et cela se conçoit, puisque l'endo-

derme a des liens anatomiques étroits avec les autres zones de l'écorce et n'est qu'une région de second ordre. D'autre part, l'endoderme est souvent facile à reconnaître à la forme, à la disposition, au contenu de ses éléments, alors que rien dans sa structure ne dénote un rôle analogue à celui, quel qu'il soit, de l'assise plissée. Au contraire, l'épiderme, région simple, est forcément le siège constant et exclusif du système épidermique, système conformé en vue des relations de la tige avec le milieu extérieur.

Nous ne croyons pas toutefois qu'il soit nécessaire de charger la nomenclature d'un terme nouveau, et nous continuerons à employer le mot *endoderme* pour désigner et la région et le système. Nous avons jugé utile néanmoins d'établir cette distinction pour éviter la confusion dans les cas particuliers où la concordance n'existe pas entre eux. Cette concordance entre la couche interne de l'écorce et l'assise à plissements est de beaucoup le cas le plus général. C'est même cette concordance qui a tout d'abord frappé les anatomistes, et c'est elle qui a déterminé M. Van Tieghem (1) à créer le mot *endoderme*. Voici, d'ailleurs, pour résumer l'état de la question, la définition donnée récemment de l'endoderme par cet éminent botaniste : « L'assise profonde du parenchyme qui, dans la racine et souvent aussi dans la tige, entoure la région centrale du membre, possède des caractères particuliers qui lui permettent de jouer par rapport à cette région un rôle protecteur analogue à celui que l'épiderme de la tige joue vis-à-vis du membre tout entier; c'est ce qui lui a valu le nom d'endoderme (2). »

On le voit, cette définition est avant tout physiologique;

(1) Ph. van Tieghem. In Bull. Soc. bot. Fr., t. XVIII, 1871.

(2) Ph. Van Tieghem. Botanique, p. 646.

L'endoderme est une couche différenciée d'une façon qui lui est propre, parce qu'elle est appelée à remplir une fonction spéciale. On s'accorde généralement à regarder ce rôle comme celui d'un organe de protection, bien qu'on ne l'ait jamais démontré. Nous reviendrons dans un instant sur ce point. Pour le moment, il nous suffit de constater la forme des éléments de l'endoderme, seul point important au point de vue anatomique, sans nous préoccuper du but de cette disposition, et nous définirons l'endoderme *l'assise limitante interne de l'écorce, reconnaissable constamment à la discordance de ses éléments avec ceux de la périphérie du cylindre central et des cylindres partiels qui parcourent l'écorce, et généralement aux cellules à plissements dont elle est le siège*. Tel est le vrai sens anatomique du mot endoderme. Cette définition indique sa distribution. L'endoderme existe dans toutes les tiges, feuilles et racines, pourvu que les progrès de l'âge n'aient pas amené l'exfoliation totale de l'écorce.

A côté de ce caractère de situation générale qui est le même dans tous les végétaux et dans tous les membres, nous trouvons d'importantes variations dans la structure de l'endoderme et dans la distribution des systèmes (cellules à plissements, cellules scléreuses, cellules sécrétrices, etc.) dont il est le siège. Ces particularités sont déterminées par les connexions de l'endoderme. Ces connexions varient d'un membre à l'autre, et dans un même membre suivant sa nature, suivant son habitat.

Dans la racine, l'influence du milieu externe aussi bien que celle du milieu interne constitué par les éléments connexes, et qui émane de la nature même du membre, présente une grande fixité. Aussi voyons-nous l'endoderme s'y

développer régulièrement et s'y différencier d'une façon typique.

Dans la tige, son évolution est troublée, d'un côté par des causes anatomiques (départ des faisceaux qui sont en rapport avec les feuilles, les rameaux, les racines); d'un autre côté, par des causes histologiques (différenciation variable des éléments voisins, en particulier du stéréome). Le développement de ces membres et de ces tissus étant lié directement aux influences extérieures, c'est à elles que se ramènent en dernière analyse les différences que présente l'endoderme dans les tiges. Nous verrons, en effet, que sa structure se rapproche surtout de celle de la racine dans les tiges qui croissent dans les milieux le moins variables et qui émettent le moins d'appendices autres que les racines. De cette variabilité plus grande, il résulte que l'endoderme est moins facile à suivre dans la tige que dans la racine, et en particulier qu'il n'y a pas toujours de cellules à plissements. Pourtant leur présence y était bien connue depuis longtemps, et dès 1871, M. Van Tieghem (loc. cit.) s'exprimait ainsi à propos du *Tagetes patula* : « La membrane protectrice se prolonge dans la tigelle et dans toute l'étendue de la tige et des branches avec tous les caractères qu'elle possédait dans la racine. » Aussi n'est-ce pas sans surprise que, dans un travail récent, nous voyons M. Gérard (1) donner comme caractère du passage de la racine à la tige *la transformation de l'endoderme* (p. 297) consistant en ce que les cellules s'arrondissent et *perdent la subérisation* (p. 293) et les *stigmates*. Cette erreur s'explique par ce fait que l'auteur n'examinait que des plantules. Or, on sait que le développement de la tigelle et la différen-

(1) R. Gérard. Recherches sur le passage de la racine à la tige. Th. de Paris; in *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6^e sér., t. XI, 1881.

ciation de ses tissus s'opèrent plus lentement que ceux de la radicule. Pour les Monocotylédones, l'auteur nous dit, en effet, « qu'il est indispensable de laisser végéter quelque temps la plante » (p. 402). Aussi trouve-t-il des plissements sur la tige du *Commelina tuberosa* (p. 408). Il est étrange que cette exception n'ait pas frappé M. Gérard, après qu'il avait fait une loi de leur absence. S'il avait laissé végéter plus de plantes, les résultats auraient été modifiés.

On n'a pas fait d'étude d'ensemble de l'endoderme dans la tige. Nous pensons donc qu'il est bon d'utiliser les riches matériaux offerts par la famille des Composées où les principaux types se rencontrent, et de traiter de cette assise avec quelque détail.

HISTOLOGIE

Cellules à plissements. — Nous envisagerons d'abord l'endoderme différencié comme assise à plissements, puisque c'est là sa forme la plus spéciale et la plus typique. Cette forme existe fréquemment dans la tige des Composées.

Prenons comme type l'endoderme de l'*Artemisia mutellina*. Nous choisirons le rhizome puisque le milieu souterrain est moins variable que le milieu aérien, et que dans ce rhizome en particulier le péricycle et l'écorce possèdent une structure simple uniformément parenchymateuse. Sur une coupe transversale, l'endoderme se montre formé de cellules cubiques à parois minces, présentant sur leurs faces radiales une petite dilatation fort réfringente et rapprochée de la face profonde. Ces dilatations sont la coupe du cadre d'épaississement bien décrit dans tous les traités classiques. On le considère comme un épaississement uni-

forme de la membrane localement subérisée ou cutinisée. Ces deux termes sont employés indifféremment. Pourtant nous possédons une réaction permettant de distinguer la subérine de la cutine, bien que les chimistes ne nous aient pas révélé de différences dans la composition de ces deux substances. Colorées vivement par le bleu d'aniline en solution alcoolique (un excès n'est pas à craindre), traitées ensuite par la phloroglucine, puis par l'acide chlorhydrique, les membranes cutinisées sont d'un bleu pur, les membranes subérisées, d'un beau rose. C'est cette dernière coloration que prennent les épaisissements de l'endoderme. De plus, l'acide chlorhydrique ayant gonflé les parois cellulodiques et non les parois subérisées, la membrane se laisse décomposer, au niveau de l'épaississement, en deux membranes propres incolores et une lamelle moyenne dilatée en fuseau qui seule a fixé le réactif. On peut suivre cette lamelle moyenne jusqu'à la jonction de la paroi radiale avec la paroi profonde ; et elle envoie de chaque côté, dans l'épaisseur de cette dernière, un prolongement qui s'éteint rapidement en pointe. Toute cette portion de lamelle moyenne est subérisée, mais faiblement et se colore à peine. Cette capacité de coloration, dans les tiges aériennes, envahit à certains niveaux toute la paroi profonde et la plus grande partie des parois radiales.

Une coupe longitudinale donne le même aspect, à cela près que les cellules de l'endoderme sont plus allongées. Sur une coupe tangentielle qui montre l'endoderme de face, on le distingue seulement à la réfringence uniforme de ses parois dont la largeur dépasse la normale, et aux sinuosités qu'elles décrivent. Toutefois ces sinuosités font défaut sur les faces transverses.

Ainsi, dans la structure primitive et typique de l'en-

doderme, nous voyons les parois internes et externes entièrement minces et perméables, les parois radiales et tangentielles réunies à celles des cellules contiguës par un épaississement mitoyen en forme d'anneau résistant, inextensible, parfaitement et fortement élastique.

On se demande ce qui, dans cette structure, peut éveiller l'idée d'un rôle protecteur analogue à celui de l'épiderme. On insiste sur l'imperméabilité due à la subérisation. Mais cette imperméabilité ne protège que les cellules de l'endoderme entre elles, puisque le tissu imperméable est localisé sur leurs faces de contact, et encore n'en occupe qu'une partie. Dans l'épiderme, une couche imperméable se différencie sur la face qui sépare les tissus à protéger du milieu susceptible de devenir nocif. Rien de pareil dans l'assise à plissements, tant que des formations ultérieures, exceptionnelles, étrangères en quelque sorte à sa nature ne s'y sont pas superposées.

L'engrénage des cellules supprime toute communication entre les méats de l'écorce et ceux du cylindre central. C'est là, si on veut, un rôle protecteur, mais qui n'a rien de comparable à celui de l'assise caractérisée par les stomates.

Donc, rien dans sa structure ne prouve que l'assise à plissements puisse jouer, par rapport à la région centrale, un rôle protecteur analogue à celui que l'épiderme de la tige joue vis-à-vis du membre tout entier.

Les faits suivants prouvent au contraire qu'il ne joue pas efficacement ce rôle.

Considérons le rhizome de *Nardosmia fragrans* (fig. 10) dont nous avons parlé à propos de la formation du liège. Nous avons vu comment les faisceaux des écailles desséchées se mortifient et constituent un séquestre à l'intérieur de l'écorce et comment ils s'entourent de liège. Ajoutons que

dans tout le rhizome, l'endoderme est parfaitement distinct, et possède les plissements les mieux caractérisés, aussi bien que chez plusieurs plantes voisines, notamment les Tussilago, Petasites. Cet endoderme fait en particulier à chaque faisceau qui traverse l'écorce une gaine spéciale

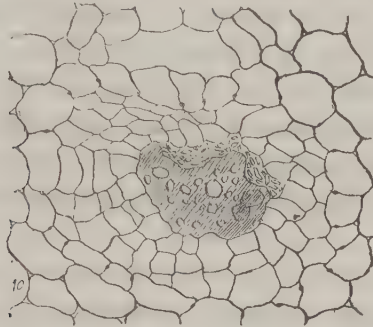


FIGURE 10. — Rhizome de *Nardostmia fragrans*.

Cloisonnement actif de cellules comprises entre un séquestre nécrosé et l'assise à plissements.

doublée d'un diverticule péricyclique. Si l'endoderme était protecteur, le périecyle compris entre une gaine isolante et une couche mortifiée serait lui-même frappé dans sa vitalité. D'autre part l'endoderme empêcherait l'influence du séquestre de retentir sur le parenchyme cortical; le périecyle isolé se dessècherait et tout rentrerait dans l'ordre. Or, nous voyons précisément le périecyle recevoir un surcroît d'activité, s'enflammer et constituer une couche phellogène pour assurer au parenchyme une protection que l'assise à plissements était impuissante à fournir.

Au're preuve. — On sait que souvent l'endoderme perd ses caractères d'assise plissée par l'envahissement d'incrustations ou de dépôts qui le rendent imperméable et lui

assignent une place parmi les organes de soutien, et, c'est incontestable dans ce cas, de protection. On connaît les épaississements en fer à cheval de l'endoderme de la Salsepareille, de la Laïche des sables et autres monocotylédones. Il existe une Composée chez qui l'endoderme de la tige présente un épaississement et une lignification analogues sur ses faces interne et radiales. Cette plante, singulière à plus d'un titre, est le *Barnadesia rosea*, du groupe des Labiatiflores. Sous des cicatrices où un liège puissant de formation précoce rendait superflu tout autre organe de protection et de soutien, l'épaississement surajouté ne se produit pas, et l'endoderme est revêtu de plissements caractéristiques.

Le rôle des cadres d'épaississements est de s'opposer à l'expansibilité du cylindre central, et d'empêcher les portions douées, comme le péricycle, d'une puissante activité d'empiéter sur les domaines de l'écorce.

Sa structure est la plus propre à atteindre ce but avec la moindre dépense, et ne s'explique par aucune autre fonction. L'anatomie nous montrera d'autre part que toutes les particularités de l'histoire de l'endoderme trouvent là leur interprétation la plus naturelle.

Nous savons que les cadres d'épaississements sont incapables d'entraver les phénomènes d'osmose entre l'écorce et le cylindre. Leur ensemble constitue un *réseau* analogue au *filet* dont on entoure le gazomètre en caoutchouc d'un thermocautère.

On s'accorde à regarder les plissements échelonnés sur l'anneau d'épaississement comme des plus propres à rendre intime et invincible l'union des éléments qui les présentent. Mais d'autre part ces sinuosités ne sont pas avantageuses pour le rôle que nous assignons à l'endoderme. Eh bien,

précisément, les plissements disparaissent presque constamment sur les parois transversales, c'est-à-dire dans le sens de la poussée que nous admettons de la part du cylindre central. Sur les faces radiales il n'y a pas d'inconvénient à voir persister cette disposition; de plus, la cause mécanique qui l'entrave sur les faces transverses n'existe pas. Aussi les plissements se conservent-ils bien plus généralement sur ces faces radiales où ils suffisent à assurer l'engrenage parfait des cellules. L'assise à plissements destinée à maintenir en place les parties plus profondément situées peut être appelée un SYSTÈME CONTENTIF.

Les cellules à plissements conservent d'ordinaire très mince la portion non subérisée des parois qui portent l'épaississement, comme pour compenser l'imperméabilité de la portion subérisée. C'est ce qu'on voit par exemple dans le *Gnaphalium supinum* (fig. 11) où les parois endo-

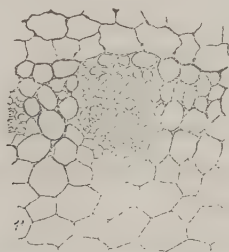


FIGURE 11. — *Gnaphalium supinum*.

Membranes endodermiques très minces en dehors du cadre subérisé.

dermiques sont bien plus minces que celles de tous les autres éléments. Il en résulte que les parois radiales ont une tendance à se chiffonner.

Les cellules plissées sont ordinairement plus ou moins tabulaires; les faces radiales et transverses ne sont pas

arrondies ; les angles internes le sont peu ; les angles externes ne le sont pas habituellement. Les méats manquent d'ordinaire sur leur face interne ; ils existent fréquemment sur les faces contiguës au parenchyme cortical. Les cellules à épaississements prennent parfois, dans les rhizomes surtout, la même forme que celles qui précèdent et celles qui suivent. Sur une coupe transversale elles ne se distinguent que par la présence des dilatations subérisées. Elles présentent des méats aussi bien sur leur face interne que sur l'externe. Cette disposition n'existe qu'en face des rayons médullaires, c'est-à-dire lorsque l'endoderme se trouve entre deux parenchymes (*Nardosmia fragrans*). L'irrégularité peut être excessive, mais ne se produit que du côté externe en face des faisceaux. Les rhizomes de *Doronic* (fig. 12) nous offrent un type extrême de cette disposition.



FIGURE 12. — *Doronicum pardalianches*.

Endoderme du rhizome.

Endoderme sans plissements. — Outre cette forme si spéciale de cellules constituant un réseau subérisé, l'endoderme est susceptible de revêtir d'autres types de structure : 1° les cadres d'épaississement ne se forment jamais ; 2° une fois formés, ils disparaissent dans les tissus surajoutés.

I. — Les plissements marquent le terme de la phase évolutive des éléments. Ils font par suite défaut tant que l'en-

doderme s'accroît et se cloisonne. Exceptionnellement on voit apparaître des cloisons tangentielles dans la portion externe des cellules endodermiques, c'est-à-dire en dehors des plissements (*Inula Helenium*). Les éléments jeunes en sont donc constamment dépourvus. On les distingue alors à leur contenu amylicé. Tantôt l'amidon se développe uniquement dans l'endoderme, tantôt il y est seulement plus abondant que dans les cellules voisines. Il arrive pourtant, et c'est à peu près constant dans les portions très jeunes, que le contenu de l'endoderme ne diffère pas de celui des éléments connexes, soit que l'amidon existe en égale abondance dans le parenchyme voisin, soit que la chlorophylle ait envahi, ce qui est plus rare, l'endoderme lui-même.



FIGURES 13-14. — Endoderme amylicère du *Lappa major*.

13. Vu de face sur une coupe tangentielle. — 14. Coupe radiale : *end*, endoderme ; *ad*, autoderme ; *pe*, péricycle scléreux,

Cette disposition est persistante, et l'on a des cellules adultes à parois minces. Ces parois, étant en contact réciproque sur toute leur surface au lieu d'être seulement tangentes l'une à l'autre comme les cellules minces de parenchyme qui circonscrivent des méats, ont de la tendance à se chiffonner dans les préparations comme celles qui possèdent des cadres épaissis. Ces parois radiales chiffonnées permettent de trouver sans peine l'endoderme : *Inula bifrons*, *Hlichrysium angustifolium*, *Senecio Cineraria*, *Cicho-*

rium Intybus, *Taraxacum officinale*, *Carthamus tinctorius*, *Centaurea ruthenica*, etc.

Le plus souvent ces cellules sans plissements épaississent leurs parois uniformément. Elles sont rigides, régulières (fig. 13 et 14). Leur rôle semble être à la fois contentif et protecteur. Ces cellules tendent à se subériser : *Gnaphalium berteroanum*, *Homogyne alpina* (portion aérienne), *Dracopis amplexicaulis*, *Centaurea Scabosia*; *Cichorium Endivia* (portion aérienne seulement), *Picris hieracioides*, *Prenanthes purpurea*, *Lactuca virosa* (dès le collet).

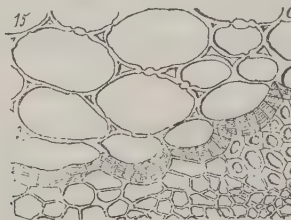


FIGURE 15. — Endoderme scléreuse du *Barnadesia rosea*, dont les parois interne et radiales présentent des strates concentriques et des canalicules rayonnants.

II. — Les épaississements du cadre sont englobés dans la subérisation uniforme de la membrane. Cette subérisation a pour point de départ le cadre de plissements et s'étend successivement aux autres portions.

Enfin, la membrane s'épaissit par apposition de couches lignifiées, à l'intérieur de sa cavité. La seule Composée qui nous ait présenté cette disposition ne la possède que sur la face profonde et dans la partie interne des faces radiales et transverses; c'est le *Barnadesia rosea* (fig. 15). Cette variété de cellules endodermiques a évidemment un rôle de soutien et sans doute aussi de protection.

Outre leur situation et leur structure, les cellules endodermiques ont souvent un contenu spécial qui permet de les distinguer sans peine. La présence exclusive ou du moins prédominante de l'amidon y est très générale, et nous nous sommes plus d'une fois appuyé sur cette propriété qui lui a valu le nom d'assise amylacée pour suivre l'endoderme dans des régions où il serait difficile à reconnaître par les autres caractères. Quand la chlorophylle n'est pas localisée aux zones les plus externes de l'écorce, elle se retrouve dans toute l'épaisseur de l'autoderme : tiges aériennes de *Sonchus tenerrimus*, *Hypochæris radicata*, *Palafoxia texana*. Exceptionnellement, et dans certains pédoncules, l'endoderme lui-même contient des corps chlorophylliens (*Dahlia*, etc.).

ANATOMIE.

La situation de l'endoderme nous est connue. L'histologie nous a fait voir qu'il comprend différents systèmes correspondant chacun à un rôle physiologique propre et se substituant les uns aux autres. C'est la répartition de ces systèmes qui va nous occuper. Il n'y en a guère qu'un qui mérite une mention spéciale, c'est le seul système propre à cette région, le système purement contentif ou des cellules à cadres d'épaississements. Le rôle de ce système guidera nos recherches sur sa répartition. Nous le trouverons développé là seulement où les formations issues du péricycle (ou exceptionnellement le liber), ont de la tendance à empiéter sur les domaines de l'écorce, et en raison directe de l'énergie de cette tendance.

Dans une étude qui porte seulement sur les monocotylé-

done, mais où des recherches étendues ont permis de poser des règles générales applicables à toutes les plantes, M. Mangin (1) fait sur cette répartition des remarques d'autant plus précieuses et pourvues d'une garantie d'authenticité d'autant plus sûre que l'auteur n'avait en vue aucune idée théorique sur le rôle de ce système. M. Mangin oppose (p. 352) les tiges à racines aux tiges sans racines. Ces dernières seraient caractérisées « par l'existence à la limite de l'écorce et du corps central, d'une gaine externe, formée par la lignification des assises extérieures du corps central et constituant le principal appareil de soutien pour ces tiges » ; et les tiges à racines « par l'existence de la couche dictyogène, et par la présence de l'endoderme (2) formé par l'assise corticale interne ». Dans la tige rampante du *Monstera fenestrata* (p. 315), les deux tiers supérieurs qui portent des feuilles sont privés d'endoderme type ; le tiers inférieur radicifère possède une assise à plissements. Dans les tiges à racines « l'apparition des plissements coïncide avec la cessation du cloisonnement (p. 297) » de l'assise périphérique du cylindre central.

D'après ces citations qui résument de nombreuses observations très précises, l'assise contentive ne se développe pas lorsque le péricycle s'est de bonne heure sclérosé, sans avoir beaucoup multiplié ses éléments. Au contraire elle est constante dans les cas où le péricycle est doué d'une puissante activité formatrice, à moins que les assises contiguës de l'écorce ne participent à cette suractivité. Ainsi, dans les plantes grasses (*Cacalia repens*), où l'ensemble du tissu parenchymateux est atteint d'hypertrophie, le péricycle mul-

(1) L. Mangin. Origine et insertion des racines adventives, etc., in *Ann. Sc. nat.*, 6^e sér., t. XIV, 1882.

(2) Au sens d'assise pourvue de cadres d'épaississements.

tiplie puissamment ses cellules. Mais bien loin d'entrer par là en conflit avec l'écorce, il s'associe à une évolution analogue de cette région qui produit de même un parenchyme abondant. Aussi n'y a-t-il pas de plissements.

Dans le cas où le péricycle est rhizogène, l'endoderme dont l'évolution reste étrangère à celle de cette assise se différencie en cellules à cadres épaissis. C'est pour cela que cet appareil est plus constant dans le rhizome que dans la tige aérienne, et qu'il fait défaut dans les pédoncules floraux.

La tendance à former des racines n'est pas, au reste, la seule condition qui détermine cette différenciation : il suffit que l'assise périphérique reste active et capable de multiplier ses éléments. Nous en trouvons la preuve dans ce que M. Mangin dit (*loc. cit.*, p. 337) à propos des stolons de l'*Agave americana* : « L'écorce... offre, à la limite du corps
« central, un endoderme très régulier. . Entre cet endo-
« derme... et les faisceaux libéro-ligneux les plus extérieurs,
« il existe toujours au moins une assise cellulaire représen-
« tant l'assise périphérique du cylindre central. On ne trouve
« pas de formations secondaires dans toute l'étendue du
« stolon, il n'y a pas non plus de réseau radicifère... »

La description du *Barbacenia purpurea*, de la famille des Vellosiées (p. 316) semble plus démonstrative encore. Bien que les racines ne se développent que sur certaines bandes de la tige où se trouve localisée la couche dictyogène, l'endoderme n'en présente pas moins sa constitution typique dans toute la périphérie. Mais ce qui frappe surtout, c'est la coexistence de l'endoderme plissé avec un puissant tissu de soutien. Seulement ce tissu *n'est pas en contact* avec l'assise interne de l'écorce : « L'écorce est constituée par une cou-
« che extérieure sclérifiée, renforcée par un anneau de tissu
« scléreux qui se colore vivement par la fuchsine ou la pur-

« purine... »; et dans le corps central : « le tissu sclérifié
« constituant l'appareil mécanique de la tige est très déve-
« loppé, mais au lieu de former un arc scléreux externe, il
« constitue des îlots situés à la partie interne de chaque
« faisceau, îlots affectant la forme de croissant, de façon à
« envelopper la région ligneuse de celui-ci... »

Ces faits prouvent que le réseau d'épaississements se dé-
veloppe *indépendamment du tissu de soutien* ou d'un appa-
reil *protecteur* puissant, qu'il ne balance pas ces appareils,
qu'il n'a donc aucun de ces rôles.

Pour que l'anneau de fibres lignifiées du cylindre central
entrave l'organisation de l'endoderme en assise à plisse-
ments, il faut donc qu'il soit en *contact immédiat* avec lui ;
une seule assise d'éléments actifs interposée suffit pour jus-
tifier cette différenciation ; et dans bien des cas l'apparition
précoce des plissements aura surtout pour rôle d'empêcher
le péricycle de se transformer en racines. C'est ainsi que,
toujours d'après M. Mangin : « lorsque le réseau radicifère
« est interrompu dans les entrenœuds, l'endoderme se con-
« tinue fréquemment seul, sans interruption, sur toute la
« longueur de la tige (*loc. cit.*, p. 258). »

Ces règles générales déduites d'observations qui ne sont
pas suspectes d'avoir été faussées par une idée préconçue
justifient notre théorie sur le rôle de l'assise à plissements.
Elles s'appliquent de tous points à la famille des Com-
posées.

Les plissements sont d'ordinaire de moins en moins
accusés de la base au sommet. La tigelle en est constam-
ment pourvue, (c'est, il est vrai, l'endoderme radical) ; le
pédoncule n'en possède pas d'habitude. Mais les tiges
végétatives offrent des variations considérables portant
sur l'espèce, sur la nature de la tige (feuillée, radicifère),

sur la région considérée, sur l'habitat ; les variations s'observent sur une même coupe, quand les connexions de l'endoderme varient suivant le méridien considéré.

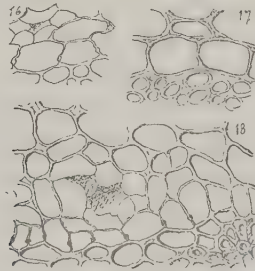
Variations spécifiques. — Dans bon nombre de plantes, toutes les tiges végétatives en sont dépourvues. L'absence d'assise à plissements est générale dans les Tubuliflores. Nous n'en avons pas trouvé une seule fois dans de nombreuses espèces réparties en vingt genres, notamment *Carlina*, *Lappa*, *Serratula*, *Carthamus*, *Cnicus*, *Rhaponticum*, *Cinara*, *Cirsium*, *Silybum*, *Echinops*, etc.

Les Labiatiflores en possèdent : *Barnadesia*, où sont les plissements englobés dans les couches lignifiées. Les Liguliflores, Radiées, Ambrosiacées se comportent diversement à leur égard. Les *Lactuca virosa*, *Prenanthes*, *Picris* (Liguliflores) ; *Stiftia* (Labiatiflores) ; *Calendula* (Radiées), etc. en sont, dès le nœud cotylédonaire, entièrement dépourvus. — D'autres en possèdent jusqu'aux niveaux les plus élevés de la tige aérienne : *Lapsana communis*, *Sonchus arvensis*, *Leontodon hispidum* ; *Vernonia novæ-boracensis* ; *Bellis perennis*, *Gnaphalium supinum*, *Eupatorium cannabinum*, *E. melissoides*, *Ageratum cœruleum*, *Tagetes signata*, *Balsamita vulgaris*, *Helianthus tuberosus*, *Dahlia Cervantesi*, *Senecio cordatus* ; *Ambrosia trifida*, *Xanthium strumarium*, etc.

Souvent, à mesure qu'on s'élève, les épaississements deviennent moins ventrus. Dans *Tanacetum vulgare*, *Lapsana communis*, etc., ils s'allongent dans les portions supérieures, et finalement les parois endodermiques ne présentent plus de renflement à leur niveau, mais restent raides et subérisées dans leur tiers ou leur moitié interne ; le reste de la membrane se chiffonne. La même transfor-

mation s'opère dans le *Pulicaria dysenterica* entre les portions submergées et les portions aériennes. Ces différences dues au milieu peuvent être poussées plus loin; et les plissements disparaissent dans une région de la tige, la partie aérienne par exemple. Dans le *Sonchus tenerrimus* les parois restent, dans la tige aérienne, imprégnées de subérine qui les infiltre vaguement, et leur fait prendre, par la fuchsine, une coloration rose comme estompée.

Dans l'*Hieracium aurantiacum*, les épaississements sont, dans le rhizome déjà, dépourvus de renflement et se prolongent avec la paroi interne, comme dans les portions supérieures de la Lampsane. La tige aérienne en est absolument privée, ainsi que chez *Cichorium Endivia*, *Hypochaeris radicata*, *Hieracium Pilosella*, etc., dont les rhizomes en possèdent.



FIGURES 16-18. — *Achillea Millefolium*.

16. Tige aérienne. Endoderme plissé en face d'un péricycle à parois minces. — 17. Même coupe. Endoderme dépourvu de plissements en face d'un péricycle scléreux. -- 18. Rhizome montrant les mêmes différences.

Les plissements disparaissent également dans les tiges aériennes des *Artemisia glacialis*, *A. spicata*, *Homogyne alpina*, *Leontopodium alpinum*, *Adenostyles albifrons*,

Anthemis arvensis, chez qui la sclérose du cylindre central est puissante.

Dans d'autres, les plissements sont localisés à certaines bandes, tantôt opposées aux faisceaux : *Andryala sinuata*, *Tolpis barbata*, *Artemisia camphorata*, tantôt opposées aux rayons et s'étendant plus ou moins d'une de ces zones à la zone voisine : *Achillea Millefolium* (fig. 16-18), *A. Ageratum*, *A. filipendula*, *Ptarmica moschata*, *Artemisia mutellina*, *Stevia ivæfolia*, *Boltonia glastifolia*, *Chrysanthemum segetum*, *Cosmos bipinnatus*, *Anacyclus purpurascens*, *Pyrethrum sinense*, *Anthemis tinctoria*. Dans le *Pyrethrum sinense*, les épaississements deviennent allongés et étroits dans la région supérieure.

Cette localisation étant directement sous la dépendance de la structure du péricycle, parfois du liber, nous en déterminerons la loi au chapitre VIII, où nous étudierons l'action histogénique des milieux, l'endoderme étant un sujet éminemment favorable à ce genre de recherches.

CHAPITRE IV

Cylindre central.

LIMITES DU CYLINDRE CENTRAL ET DE SES DEUX ZONES.

Le cylindre central présente comme l'écorce plusieurs régions concentriques caractérisées par la présence de certains systèmes spéciaux à chacune d'elles. Ce sont le péricycle et l'autocycle. L'autocycle comprend trois régions tertiaires : le cercle libérien, le cercle ligneux, la moelle.

Le péricycle se compose d'une ou de plusieurs rangées de cellules qui s'étendent de l'endoderme au liber des faisceaux primaires. Sa limite externe est marquée par l'endoderme ; sa limite interne par la zone libérienne. L'étude de cette dernière est nécessaire pour fixer cette frontière.

La zone libérienne est caractérisée essentiellement par la présence du liber des faisceaux conjugués libéro-ligneux de la tige. Ces faisceaux sont primitivement isolés. A leur face interne la limite est nette, mais dans leur intervalle la région reste longtemps ou même indéfiniment parenchymateuse : ce sont les produits secondaires qui transforment en liber les portions du cercle libérien non encore différenciées aux dépens du parenchyme qui constitue la masse de

l'autoderme. La limite interne de la zone libérienne ne doit pas être cherchée au niveau des rayons médullaires pendant la période primaire, puisque les tissus de cette région sont encore indifférents ; quand il se constitue un cambium, cette assise en marque nettement les limites.

Les mêmes difficultés existent quand il s'agit de préciser les limites du bois et de la moelle. En somme, il est plus simple de considérer l'autocycle comme une région unique, et de noter seulement pour chaque système quel est son lieu d'élection dans cette zone.

PÉRICYCLE.

Le péri-cycle est cette région qui s'étend entre l'enderme et le cercle normal des faisceaux. Il est connu depuis longtemps dans la racine où il forme d'habitude une seule assise de cellules désignée par sa fonction ordinaire sous le nom d'*assise rhizogène*, ou par sa situation sous celui d'*assise périphérique du cylindre central*. Il n'est pas moins constant dans la tige où il a d'ailleurs des destinées variables. Sa constance, son importance anatomique justifiaient la création d'un nom spécial. Ses variations histologiques et physiologiques exigeaient une désignation qui ne préjugât rien de sa structure ou de ses fonctions. Le terme de *péri-cycle* proposé par M. Van Tieghem (1) est parfaitement choisi pour désigner cette zone anatomique.

Par suite de son activité et des buts divers en vue desquels il la dépense suivant les conditions offertes par les

(1) Ph. Van Tieghem. Recherches sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. Bull. Soc. bot., t. XXIX, 1882.

systèmes connexes, le péri-cycle offre un haut intérêt anatomique et biologique.

I. — LE PÉRICYCLE EST RHIZOGÈNE. — C'est sous cette forme qu'il a été étudié d'abord. Lorsqu'il produit des racines, sa structure dans la tige, tout au moins dans les points où il est doué de cette propriété, est la même que dans la racine. Il se compose alors de cellules à parois minces, celluloseuses, ayant tous les caractères d'une assise génératrice. Il est dépourvu de tout tissu différencié en vue d'une fonction spéciale. Il en résulte un retentissement immédiat sur les régions connexes. Celles-ci héritent des systèmes qui, en d'autres circonstances, sont l'apanage du péri-cycle (systèmes scléreux, sécréteur, etc.). De là une différence essentielle de structure entre les tiges à racines et les tiges sans racines. Nous avons vu déjà que l'endoderme plissé accompagne normalement l'assise rhizogène, bien qu'il puisse persister dans des portions où le péri-cycle a perdu cette propriété. Dans les rhizomes et les stolons, le péri-cycle est souvent rhizogène et cette qualité contribue, conjointement avec le milieu qui, au reste, n'est pas étranger à sa production, contribue, dis-je, à donner au faciès anatomique de ces tiges quelque chose de celui de la racine. Toutefois, dans les portions du cercle péri-cyclique qui sont incapables de produire des racines, le péri-cycle reprend souvent les caractères spéciaux au péri-cycle caulinaire ; et sur une même coupe on voit, dans *Hieracium Pilosella* par exemple, le péri-cycle qui est rhizogène en face des rayons présenter sur le dos des faisceaux une organisation incompatible avec la production des racines.

II. — LE PÉRICYCLE EST GÉNÉRATEUR DE FORMATIONS SECON-

DAIRES DE LA TIGE. — Le péricycle reste actif. Mais les conditions extérieures et la structure générale de la région qui en dépend étant incompatibles avec la fonction rhizogène, cette activité demeure latente. A un moment donné, les éléments contigus de l'autocycle se transforment en cambium. Sous cette influence, l'activité du péricycle se réveille et son évolution s'associe à celle des éléments connexes. En conséquence, quelques-unes de ses cellules se cloisonnent et prennent part à la production d'îlots libériens secondaires. Au contact de l'endoderme, les segments les plus externes issus de ce cloisonnement répété s'organisent en péricycle secondaire. Cette participation du péricycle à la production du liber secondaire s'observe facilement dans beaucoup de Composées : *Pyrethrum sinense*, *Artemisia camphorata*, *Achillea Millefolium*, *Bellis perennis*, *Ptarmica moschata*, *Erigeron acris*, *Stenactis annua*, *Senecio cordatus*, *Tagetes signata*, etc., parmi les Radiées ; *Tragopogon pratensis*, *Leontodon hispidum*, *Andryala sinuata*, *Sonchus tenerrimus*, *Picris hieracioides*, *Hypochaeris radicata*, *Lapsana communis*, *Taraxacum officinale*, *Prenanthes purpurea*, parmi les Liguliflores ; *Microlonchus salmanticus*, etc., parmi les Tubuliflores.

Il semble parfois que le liber secondaire des tiges florales soit exclusivement péricyclique : *Tolpis barbata*.

Outre le liber formé aux dépens du péricycle dans les rayons médullaires primaires, nous avons observé, dans l'*Achillea filipendula*, du liber secondaire et quelques vaisseaux plongés dans la masse de péricycle sclérosé qui revêt le dos des faisceaux primaires.

III. — LE PÉRICYCLE S'ORGANISE IMMÉDIATEMENT. — Le péri-cycle produisant de bonne heure des systèmes végétatifs

définitifs présente deux variétés qui peuvent coexister entre elles ou se superposer aux précédentes. Tantôt il donne du tissu scléreux, tantôt il donne des laticifères. Nous désignons ces deux types sous les noms de péricycle sclérogène et péricycle galactogène.

A. — *Péricycle sclérogène.* — La sclérose est précoce dans les régions du péricycle qui ne sont génératrices ni de racines ni de liber secondaire. C'est dire qu'elle est plus constante dans les portions aériennes que dans les souterraines, plus fréquente aussi et surtout plus précoce en face des faisceaux primaires qu'en face des rayons où les faisceaux secondaires peuvent naître. Cette présence habituelle de massifs scléreux sur le dos du liber des faisceaux conjugués les a même fait considérer longtemps comme partie intégrante du tissu conducteur. C'étaient des *fibres libériennes* pour les anciens auteurs. Pour eux l'assise périphérique du cylindre central s'arrêtait brusquement en face des faisceaux en même temps que ce tissu apparaissait. La continuité de cette portion du stéréome avec le péricycle est facile à établir par l'examen de tiges suffisamment jeunes.

Il existe aussi des fibres réellement libériennes, superposées aux massifs péricycliques. Dans l'*Achillea Ageratum*, sur de vieilles tiges aériennes, elles sont isolées et éparses au sein du liber. Dans l'*Artemisia Abrotanum*, elles forment de petits groupes. Enfin, dans l'*Anthemis nobilis*, la sclérose plus étendue envahit tout le parenchyme libérien et emprisonne dans des alvéoles lignifiées chaque fascicule de tubes criblés. Extérieurement ce stéréome libérien se fusionne avec le stéréome péricyclique; et la limite entre ces deux tissus de même nature histologique, mais distincts par leur origine, est à peu près impossible à trancher. Cette

dernière structure est encore plus nette dans le *Leontopodium alpinum*.

Le stéréome péricyclique extralibérien se constitue de bonne heure. Dans des plantules de germination, on le trouve à la partie supérieure de la tigelle avant la naissance des premières feuilles végétatives. L'assise unique qui, dans les portions inférieures, formait le péricycle à ce niveau se dédouble, puis se multiplie davantage. Les parois cellulodiques s'épaississent : elles prennent une réfringence spéciale et un aspect nacré qui les fait aisément distinguer. Elles conservent parfois indéfiniment cette structure (*Lappa*, *Sonchus*), ou bien elles se lignifient ultérieurement. Une ou deux assises contiguës à l'endoderme échappent presque toujours, au moins primitivement, à la sclérose, et restent aptes à produire des tissus secondaires, ou deviennent (Liguliflores) le siège du réseau de laticifères. Trois rangées ou même davantage restent minces à la partie externe du péricycle chez le *Leontodon hispidum*. Localisée au dos des faisceaux, cette sclérose y atteint souvent d'énormes proportions. Elle constitue le squelette des côtes dans certaines plantes (*Artemisia*), tandis que dans d'autres les côtes sont produites par le collenchyme (*Lappa*). Chez le *Vernonia novæ-boracensis*, cette sclérose du péricycle en face du milieu des faisceaux est si forte que le liber avorte à ces niveaux et se trouve divisé en deux moitiés latérales séparées par du tissu scléreux. L'épaississement frappe les cellules du parenchyme libérien, et il ne reste que peu de cellules criblées dans la région interne de la masse lignifiée. Parfois la sclérose envahit toute la périphérie (*Antennaria dioica*, *Arnoseris minima*, etc.). La puissance du stéréome dans le péricycle est d'ailleurs liée à celle qu'il atteint dans les autres régions. C'est un des systèmes le plus soumis au

balancement. Nous l'étudierons avec plus de fruit au chapitre VIII.

B. — *Péricycle galactogène*. — Cette variété comprend les cellules à latex fusionnées en réseau à la périphérie des massifs extralibériens chez les Liguliflores, et les cellules isolées remplies de latex ou de résine qui occupent la même situation chez quelques Tubuliflores.

Quand le péricycle forme de puissants massifs lignifiés, l'assise externe seule est galactogène. Ses parois demeurent indéfiniment minces : *Helminthia echioides*, ou bien au contraire la sclérose les envahit aussi.

Les laticifères se forment aussi bien en face des faisceaux secondaires que des primaires. Le calibre des cellules laticifères varie avec les plantes. Très petites dans *Urospermum Dalecampii*, elles sont de moyenne taille dans *Cichorium Intybus*, *Mulgedium Plumieri*, énormes dans le *Chondrilla juncea*, *Lapsana communis*, *Lactuca virosa*. Dans cette dernière plante le péricycle offre une disposition spéciale. Il produit une gaine de parenchyme épaisse de 3-5 cellules ou davantage tout en restant étranger aux formations secondaires. Les énormes laticifères y sont parfois séparés de l'endoderme par une rangée d'éléments plus petits.

AUTOCYCLE.

I. — Faisceaux normaux.

Ce qui caractérise avant tout le cylindre central proprement dit, c'est la présence des faisceaux. Les autres systèmes de l'autocycle leur sont intimement liés. C'est donc par eux que nous commencerons.

La tige possède toujours au moins un cercle de faisceaux conjugués comprenant du liber et du bois. Dans les Composées, ils sont toujours collatéraux, c'est-à-dire formés d'un seul groupe libérien en dehors, d'un seul groupe ligneux en dedans. A ce cercle normal se superposent des faisceaux exclusivement libériens disposés dans la moelle de plusieurs Liguliflores : *Lactuca*, *Tragopogon*, *Scorzonera*, *Scolymus*, etc. Souvent ces faisceaux se placent à la pointe interne du bois des faisceaux conjugués; et, faute d'une attention suffisante, on pourrait croire que l'on a des faisceaux bicollatéraux analogues à ceux des Cucurbitacées, Apocynées, Solanées, etc. Il n'en est rien et nous verrons ces faisceaux révéler leur indépendance à propos de l'insertion des appendices. On les observe souvent au sein de la moelle loin des faisceaux normaux (*Scolymus hispanicus*).

Nous appellerons *satellites* ces petits faisceaux libériens lorsqu'ils se rapprochent des faisceaux conjugués, et que leur évolution semble liée à celle de ces derniers.

A. — HISTOLOGIE.

LIBER. — Le liber comprend les cellules criblées et leurs cellules annexes constituant ensemble le tissu cribreux, le parenchyme qui s'organise parfois en fibres libériennes, exceptionnellement des laticifères, et plus rarement encore des canaux oléifères. La rareté de ces deux derniers tissus n'existe qu'à la période primaire.

Tubes criblés. — Comme c'est la règle chez les Angiospermes (1), les tubes cribreux se forment indirectement aux

(1) Ed. de Janczewski. In Mém. Soc. sc. nat. et math. de Cherbourg, t. XXIII, 1882.

dépens d'une cellule de méristème, par un cloisonnement tangentiel qui isole sur les flancs de cette cellule un petit élément riche en protoplasma, la cellule annexe. Les tubes eux-mêmes présentent dans toute la famille une forme très constante. Dans les nombreux exemples qui suivent et qui sont empruntés aux groupes les plus divers, les parois terminales sont transverses ou faiblement obliques, et pourvues d'un crible simple. Nous avons trouvé en particulier cette disposition dans le *Barnadesia rosea*, plante franchement ligneuse, ce qui est rare dans la famille. On sait pourtant que, chez les plantes ligneuses, les cloisons inclinées et les cribles composés se rencontrent assez généralement.

Nous allons décrire avec détails le tissu cribreux de la Bardane, où il est particulièrement beau ; puis nous lui comparerons les autres plantes examinées en indiquant les légères différences de détail qui les éloignent de ce type.

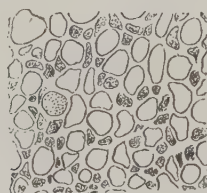


FIGURE 19. — *Coupe transversale du liber de la Bardane.*

La bibliographie du tissu cribreux des Composées n'est pas riche. La plupart des auteurs s'adressent aux plantes ligneuses pour cette étude. Il est cité incidemment par M. Russow (1) dans les genres *Silphium* et *Lappa*.

(1) Russow. Sur la structure et le développement des tubes cribreux. Trad. in *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6^e sér., t. XIV, 1882.

Grâce à leur abondance et à leur situation presque transversale, on voit facilement un ou plusieurs cribles sur une coupe (fig. 19) ; les tubes sectionnés dans la partie moyenne de leur trajet se reconnaissent aisément à leur grand diamètre. Les tubes cribreux sont entremêlés de cellules annexes, allongées, qui ont un faible diamètre et un contenu protoplasmique extrêmement dense et granulé.

Pour se faire une idée exacte de leur situation et de leur structure, on comparera aux coupes transversales des coupes tangentielles. L'épaisseur considérable du liber des *Lappa* y rend ce travail particulièrement facile (1).

L'emploi de quelques réactifs facilite l'examen. Le bleu d'aniline en solution aqueuse un peu forte est rapidement fixé par le protoplasma des cellules annexes. On les voit alors sous forme de fuseaux grêles courant sur les flancs des cellules criblées (fig. 20 *ca*).

Les cellules criblées réunies en files constituent des tubes cribreux indépendants les uns des autres et ne communiquant pas entre eux. Les cribles n'existent que sur les parois terminales des cellules de la même file. Mais si deux tubes ne s'anastomosent pas, cela n'empêche pas une file de se ramifier. Et, en effet, on voit souvent (fig. 20) un tube se bifurquer. Au point de bifurcation il existe deux cribles communiquant chacun avec une cellule distincte ; ils sont généralement inclinés en sens inverses en forme de toit.

(1) La même disposition existe dans les *Ombellifères*, où elle a été signalée par Russow (*loc. cit.*) chez l'*Archangelica*. Chez diverses plantes de la famille, on voit sur la coupe transversale les cribles transverses très larges. Aussi, sommes-nous surpris de trouver ceci dans une « *Étude anatomique sur les Ombellifères* », due à M. Courchet (in *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6^e sér., t. XVII, 1884) : « Je n'ai pu apercevoir les cribles des tubes grillagés, dont l'observation nécessite probablement l'emploi de grossissements très considérables. »

Parfois un des tubes se détache un peu au-dessous du sommet, en sorte que le crible qui le sépare du tube principal dont il semble alors une ramification latérale est situé sur une paroi longitudinale. M. Russow a signalé ce fait, mais sans en préciser la signification. Dans le premier cas, la cloison est toujours pourvue d'un crible unique par rapport à l'une des cellules contiguës; et dans le second elle est terminale par rapport à l'un des tubes. C'est ce que ne semble pas avoir compris M. Russow, qui décrit d'ailleurs avec une grande netteté la situation des cribles dans les deux cas : « On rencontre aussi dans les végétaux sous-ligneux, qui ont d'ordinaire, comme les plantes annuelles, les cloisons terminales plus ou moins obliques munies d'un seul crible, des tubes cribreux pourvus de cloisons à plusieurs cribles, par exemple dans les Lappa, Silphium... Ou bien il se fait aussi çà et là sur les parois longitudinales... le plus souvent *au voisinage de l'insertion de la cloison terminale*, des cribles latéraux ayant la même structure que le crible terminal, par exemple dans les Lappa, Silphium... » (loc. cit., pages 187-188).

Les cellules criblées sont de ces éléments dont le rôle physiologique est lié à la cessation de leur activité propre, véritables machines formées aux dépens d'éléments vivants et fonctionnant au profit d'éléments vivants, ayant un rôle essentiel dans la vie de l'être, mais un rôle entièrement passif.

Le protoplasma disparaît en conséquence de bonne heure : il disparaît comme corps vivant, mais la substance protoplasmique reste longtemps reconnaissable dans la cellule. Seulement, n'ayant plus d'activité, elle devient diffluente et perd ses caractères morphologiques essentiels. Les nucléoplasmes restent encore un certain temps agglomé-

mérés en un noyau. Mais ce noyau mort présente un aspect particulier. Il est parsemé de petites gouttelettes brillantes dont une généralement plus volumineuse au centre; elles semblent constituées par une transformation des nucléoles. Cette disposition, facile à constater au printemps dans de jeunes tiges de Bardane, semble générale. M. Russow l'a signalée entre autres dans la vigne, dont les cellules criblées offrent un type tout différent. Le bleu d'aniline colore fortement la masse du noyau, mais les gouttelettes en question restent jaunes avec des reflets verdâtres.

Les cloisons terminales sont caractérisées par la présence du crible. Au niveau de leur insertion les cellules sont peu dilatées, en sorte que le crible a, comme le tube lui-même, un diamètre de 10-18 millièmes de millimètre. La longueur de la cellule est en moyenne de 100 à 120 micromillimètres. Elle varie d'ailleurs dans de fortes proportions. Le crible est obstrué par le callus que le bleu d'aniline rend facile à reconnaître. Le bourrelet calleux est formé par l'accolement des bâtonnets calleux qui se développent au milieu de chaque perforation. La soudure devient bientôt si intime, que tout le crible est englobé dans une masse où l'on aperçoit une série de corps arrondis qui sont les coupes des portions de membrane entourant les perforations (fig. 21). L'acide chlorhydrique rend visible, même à cet état, sous forme de filaments, la limite des bâtonnets calleux contigus. Le callus s'épaissit beaucoup, et, dès le mois de mai, sur des rameaux nés depuis quelques semaines, il atteint sur certains cribles une épaisseur égale au diamètre du tube (fig. 22). A la même époque, le crible sépare des masses granuleuses formant deux cônes opposés par leurs bases; le cône inférieur est le plus dense et le plus allongé (fig. 23). Tous deux se colorent en rose par l'iode (mélan-

ges à parties égales d'une solution alcoolique et d'une solution iodurée d'iode).

Tels sont dans leurs traits essentiels, et sans entrer dans les détails de structure intime, la constitution et l'agencement des tubes cribreux de la Bardane.



FIGURES 20-23. — Coupes tangentielles du liber de la Bardane.

20. Tubes criblés et cellules annexes. — 21. Crible et callus (grossissement double). — 22. Callus volumineux. — 23. Tube criblé avec masses granuleuses de chaque côté du callus.

La disposition est essentiellement la même chez toutes les Composées examinées à ce point de vue et empruntées aux groupes les plus divers, notamment :

Liguliflores : *Cichorium Endivia*, *Lactuca virosa*, *Lapsana communis*, *Sonchus tenerrimus*, *Hieracium virosum*, *Urospermum Dalecampii*, *Tragopogon officinalis*, *Andryala sinuata*.

Labiatiflores : *Barnadesia rosea*

Ambrosiacées : *Ambrosia trifida*, *Xanthium strumarium*, *Iva xanthifolia*.

Radiées : *Arnica montana*, *Pyrethrum sinense*, *Anacyclus Pyrethrum*, *Helianthus tuberosus*, *Inula Helenium*, *Dracopis amplexicaulis*, *Tagetes signata*, *T. patula*,

Zinnia elegans, *Senecio paludosus*, *S. Cineraria*, *S. cordatus*, *Balsamita vulgaris*, *Leucanthemum lacustre*, *Gnaphalium berteroanum*, *Dahlia Cervantesi*, *Artemisia Abrotanum*, *Nardosmia fragrans*, *Achillea filipendula*.

Tubuliflores : *Silybum Marianum*, *Lappa major*, *Echinops tricholepis*, *Centaurea ruthenica*, *Carthamus tinctorius*, *Cinara corsica*, *Carlina acaulis*, *Cirsium acaule*, *C. oleraceum*.

Vernoniacées : *Vernonia novæ-boracensis*.

Les Ambrosiacées se distinguent par les trous énormes de leurs cribles. Cette grande dimension ne leur est pas spéciale. Le *Carthamus tinctorius*, etc., en présente de semblables.

Les plantes grasses et les plantes à suc laiteux passent pour avoir des tubes cribreux et des cribles très petits. Les Composées ne justifient pas absolument ces assertions. Le *Cacalia repens* qui, on se le rappelle, est une Composée cactiforme, possède des tubes ayant un calibre moyen de 14 millièmes de millimètre, et en atteignant parfois 18 comme les plus grands de la Bardane. La Bardane elle-même possède un suc laiteux. Ce suc est plus abondant encore dans le *Cirsium oleraceum* où les cribles mesurent 12. Parmi les Liguliflores, ceux de la Lampsane sont particulièrement beaux. Ceux du *Cichorium Endivia* mesurent 11. Chez la plupart des Radiées ce chiffre est beaucoup moins élevé.

Dans le *Lactuca virosa*, nous n'avons point observé de différence entre le liber médullaire qui possède des laticifères à sa périphérie et le liber normal qui en est dépourvu; ce dernier est, il est vrai, en contact avec le péricycle galactogène. Mais voici un fait plus significatif : dans le stolon d'*Hieracium Pilosella* où certains faisceaux contien-

nent de nombreux laticifères mélangés aux cellules cribreuses, tandis que d'autres n'en ont pas dans leur sein, il n'y a pas de différence dans l'aspect ou les dimensions des tubes cribreux de ces deux ordres de faisceaux.

En somme : type général unique, mais variations dans les dimensions des tubes et des cribles, dans le diamètre des perforations : voilà ce qui permettra d'appliquer parfois les caractères du tissu cribreux aux déterminations anatomiques.

Les autres systèmes du liber n'offrent pas de particularités histologiques importantes.

Bois. — Nous ne ferons pas l'histologie du bois. Sa structure est trop peu variable dans l'ensemble des Angiospermes pour que sa description dans une famille prése ne quelque intérêt taxonomique. Chez les Composées comme ailleurs, les types les plus variés d'éléments se présentent non seulement chez des plantes voisines, mais dans un même faisceau.

B. — ANATOMIE.

La course des faisceaux dans le corps de la plante est peut-être le caractère anatomique le plus important, puisque les faisceaux en constituent le squelette, et indiquent, par suite, sa forme, son aspect général, sa symétrie ; et c'est de plus un squelette renfermant l'appareil conducteur, chargé de faire circuler dans toutes les parties les matériaux nécessaires à la vie des éléments actifs.

Les faisceaux conjugués se disposent en cercle à la périphérie du cylindre central immédiatement au-dessous du péricycle. Ils sont primitivement distincts et isolés par des expansions de la moelle qui s'avancent jusqu'au péricycle

et sont parfois difficiles à délimiter par rapport à cette assise ; ces expansions, propres au cylindre central, sont les rayons médullaires.

La moelle et les faisceaux, issus d'initiales communes, n'ont pas de domaines tranchés ; et l'on voit souvent telle cellule, selon les influences qui président à son évolution, devenir adulte comme simple élément de parenchyme médullaire, ou bien engendrer des portions de l'appareil conducteur qui relieront les faisceaux primitivement distincts.

La tige, étant caractérisée essentiellement par la présence de feuilles, a ses faisceaux en relation directe avec ceux de ces membres. Les faisceaux des bourgeons contractent également des rapports intimes avec ceux qui forment la charpente propre de la tige. Par suite : nous pouvons avoir trois ordres de faisceaux dans le cylindre central : 1^o faisceaux *caulinaires* qui ne sont pas en rapport avec un appendice unique (on les regarde comme appartenant en propre à la tige et donnant insertion à ceux des appendices. Ils sont dans bien des cas du moins le prolongement et le résultat de la coalescence de ces derniers) ; 2^o faisceaux *foliaires* qui se rendent aux feuilles ; 3^o faisceaux se rendant aux bourgeons et auxquels nous donnerons le nom de faisceaux *gemmaires*. Les deux premiers ont seuls été décrits jusqu'à présent dans le cylindre central, et l'ensemble des faisceaux en rapport avec une feuille est désigné sous le nom de trace de cette feuille. Nous nous sommes assuré que chez les Composées, et nous pouvons étendre cette conclusion aux plantes vasculaires en général, les *traces gemmaires* sont à peu près aussi répandues que les traces foliaires. La création de ce terme répond à un besoin réel, et l'on se demande comment, dans les nombreux diagrammes où l'on représente la course des

faisceaux, on a pu faire abstraction d'un système aussi développé et facile à suivre par les procédés les plus simples.

Limite vasculaire de la tige à l'égard des appendices.

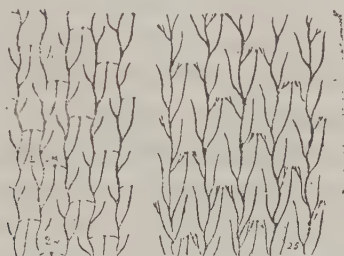
Si d'un point pris sur l'endoderme, immédiatement au-dessus de l'espace où il était soulevé par le membre latéral, et au milieu de cet espace, nous menons un plan perpendiculaire à la direction de ce membre, ce plan marquera la limite du cylindre central de la tige à l'égard des formations homologues de l'écorce qui le raccordent avec le membre appendiculaire. Dans la pratique, nous prendrons le plan mené du même point perpendiculairement à l'axe de la tige, et nous regarderons généralement comme appartenant à ce cylindre tout ce qui, sur une coupe transversale, est limité extérieurement par l'endoderme.

Pour étudier la course des faisceaux, on en construit le diagramme d'après des séries de coupes transversales. Ce diagramme n'est pas précisément la projection déroulée des faisceaux sur un cylindre circonscrivant la tige. C'est une construction géométrique dans laquelle chaque point du parcours des faisceaux est déterminé par la distance qui le sépare de deux droites rectangulaires. Les longueurs prises sur la ligne des abscisses indiquent la distance angulaire de deux points quelconques de la tige, mesurée sur l'angle plan correspondant au dièdre formé par l'intersection des plans radiaux passant par chacun des points considérés. La ligne des abscisses a une longueur définie représentant 360°. Les ordonnées correspondent aux longueurs de tige, l'entrecoeur étant pris pour unité. La ligne des ordonnées est indéfinie.

La comparaison d'un certain nombre de ces diagrammes montre que la tige des Composées présente plusieurs types très différents. Nous verrons pourtant que des divergences apparentes ne sont pas toujours irréductibles à un type commun, et réciproquement qu'un aspect extérieur analogue est compatible avec des variations profondes.

A. — *Feuilles unispiralées.*

PREMIER TYPE. — *Centaurea montana*. — Tige étroite (fig. 24). Cinq faisceaux parcourent la tige et restent indé-



FIGURES 24-25. — *Diagramme de la course des faisceaux dans le Centaurea montana.*

24. Tige étroite. — 25. Tige large.

pendants dans toute la longueur du membre. Ils ont un trajet sinueux ; chaque courbure est déterminée par le départ d'une ramification. Ces ramifications sont de trois ordres. 1° Faisceaux médians de feuilles (M), indiqués par un gros point à leur extrémité. Comme leur longueur est constante dans cette région, une ligne comprenant toutes leurs bases sera parallèle à celle qui joint toutes leurs émergences du cylindre central et à celle qui joint leurs émergences de la

tige, c'est-à-dire à la spirale génératrice des feuilles. On voit qu'elle tourne à droite avec une divergence $2/5$. — 2° Faisceaux latéraux (L). Chaque feuille en reçoit deux. L'ensemble des latéraux s'insérant à droite (Ld) et l'ensemble des latéraux gauches (Ls) sont respectivement sur une spirale parallèle à la génératrice des feuilles aussi bien à leur insertion qu'à leur sortie. — 3° Faisceaux gemmaires (G), également un droit (Gd) et un gauche (Gs) disposés de même. Leur trace se réduit ici à un petit trait presque horizontal.

Tel est l'agencement de chaque groupe d'appendices considéré isolément. Envisageons leurs rapports réciproques. Chaque faisceau caulinaire porte ces ramifications de divers ordres. Elles n'y alternent pas régulièrement, mais sont ainsi disposées : Md, Ls, Gd, Ld, Gs; Md, ... — Ce lieu d'insertion est déterminé par la situation des faisceaux voisins, de telle sorte qu'une bande spirale comprenant les diverses insertions d'une spirale génératrice offre successivement : Ls, Gd, Md; Gs, Ld; Ls... tandis qu'au nœud suivant on a en partant du même méridien, Gs, Ld; Ls, Gd, Md; Gs... — Ainsi l'insertion de chaque ramification est telle qu'au point d'émergence d'un groupe destiné à une même feuille et à son bourgeon axillaire, on ait un médian entre deux gemmaires, et tous trois entre deux latéraux, quelque soit la longueur de chaque ramification, Cette longueur est déterminée par la valeur de la divergence, et celle-ci par ce fait que les ramifications d'un faisceau se disposent toujours de manière à occuper le plus grand espace laissé libre par les faisceaux voisins. La loi d'Hofmeister sur le lieu d'insertion des feuilles n'est qu'un corollaire de celle-ci.

Sur une coupe transversale (en désignant les faisceaux caulinaires par C) on rencontre successivement : C L C M C

C L C M à la base d'un entrenœud. Au nœud il y a de plus les gemmaires.

La coupe peut se compliquer, sans qu'il y ait aucune modification essentielle, par suite du seul allongement de chaque ramification : c'est ce qui a lieu quand la tige s'épaissit. La figure 25, empruntée au même *Centaurea montana*, mais dans une tige plus grosse, montre comment ces différences se produisent dans une même tige. Elles existent non seulement entre les deux diagrammes, mais entre la base et le sommet du second. Au lieu de deux entrenœuds pour le médian, un pour chaque latéral et une trace presque nulle pour le gemmaire comme dans la figure 24, nous avons à la base $M = 3,5$ entrenœuds, $Ld = 3$, $Ls = 2,5$. Ce sont les gemmaires surtout qui ont suivi cet allongement, puisque Gd dépasse un entrenœud et que Gs en atteint deux. Outre cet accroissement, nous voyons une inégalité s'accroître entre les ramifications homologues de droite et de gauche.

L'accroissement des faisceaux gemmaires s'accompagne de leur ramification tangentielle avant leur sortie du cylindre central. Remarquons que le cylindre se dilate localement, en sorte que les faisceaux gemmaires logés dans cette dilatation paraissent sur le diagramme beaucoup plus rapprochés qu'ils ne le sont réellement. Nous aurons à revenir sur ce point au chapitre VI.

Le type du *Centaurea montana*, avec des variations en rapport avec la région, se retrouve dans *Centaurea Jacea*, *C. Amara*, et autres Centaurées; *Cirsium lanceolatum* où les entrenœuds sont très courts à la base et où le nombre des faisceaux devient énorme sur une coupe transversale sans que le diagramme soit modifié dans ses traits essentiels, *Cirsium acaule* et un grand nombre d'autres Tubuliflores.

DEUXIÈME TYPE. — *Artemisia Dracunculus*. — La divergence $2/5$ est déterminée par une course différente dont le type est fort répandu chez les Radiées. Dans l'estragon, le foliaire médian parcourt toujours au moins cinq entrenœuds. Dans le cas le plus simple, celui où il ne dépasse pas cette longueur, le diagramme présente cinq faisceaux caulinaires et cinq rangées longitudinales de foliaires médians qui correspondent aux cinq côtes. Chacun de ces derniers naît d'un caulinaire et se porte presque horizontalement vers le milieu de l'espace qui sépare ce caulinaire du voisin, afin de prendre la place que laisse libre le foliaire qui vient d'émerger. Au bout de cinq entrenœuds il émerge lui-même, et un autre médian né du même caulinaire que lui le remplace de la même façon.

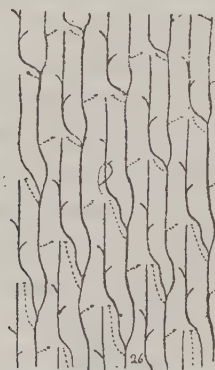


FIGURE 26. — Diagramme de la course des faisceaux dans le *Matricaria Chamomilla*.

Par suite de cette situation les gemmaires s'insèrent sur les caulinaires qui bordent à droite et à gauche la portion supérieure du foliaire médian, sans laisser d'ailleurs de trace notable. Mais les latéraux dont l'insertion est égale-

ment immédiate ne peuvent se raccorder que sur un foliaire médian.

Si la tige s'élargit, le médian s'allonge d'un certain nombre d'entreœuds, en sorte que le nombre des faisceaux augmente sur la coupe transversale. La région où s'insèrent les foliaires latéraux n'est pas modifiée et ceux-ci conservent une trace insignifiante. Il n'en est pas de même des gemmaires. Le faisceau gemmaire qui s'insère immédiatement au-dessous du foliaire médian s'allongera du même nombre d'entreœuds que ce dernier pour venir encore s'insérer sur un caulinaire. Ceux qui s'insèrent du côté opposé resteront courts.

Ces relations se voient nettement sur le diagramme du *Matricaria Chamomilla* (fig. 26) qui ne diffère de l'*Artemisia Dracunculus* que par l'orientation inverse de la spirale génératrice.

Il arrive pourtant parfois que le gemmaire et le foliaire médian à sa base deviennent coalescents : les *Artemisia*, *Leucanthemum* nous en offrent des exemples. Les faisceaux gemmaires semblent alors s'insérer sur ceux de la feuille. Il peut même arriver — le fait a été observé chez les Ombellifères ; et les Composées nous en offriront des exemples — que l'insertion apparente des gemmaires sur les foliaires se fasse hors du cylindre central. Alors la trace gemmaire est réduite à des racines gemmaires qui se détachent du foliaire et qu'on a prises jusqu'ici pour des branches anastomotiques qui s'étendraient au nœud entre les foliaires et les caulinaires. Ces racines peuvent même avorter et le bourgeon s'insère sur la feuille (inflorescence d'*Echinops*).

Le type que nous venons de décrire présente tantôt l'orientation dextre : plusieurs *Artemisia* (tous ?), *Anthe-*
Vuillemin.

mis arvensis, *Leucanthemum vulgare*, etc.; tantôt l'orientation sénestre : *Matricaria Chamomilla* (tandis que le *Matricaria inodora* qui ressemble tant au précédent a sa spirale tournée à droite), *Pyrethrum roseum*, etc.

TROISIÈME TYPE. — *Hieracium murorum* (fig. 27). — Certaines Liguliflores présentent un type beaucoup plus compliqué par suite de la forte torsion des faisceaux autour de l'axe. La divergence anatomique ne peut pas être déduite alors de l'émergence des feuilles; et une coupe transversale présente une foule de faisceaux qui éveillent tout d'abord une idée de désordre. Au premier coup d'œil jeté sur le diagramme de l'*Hieracium murorum*, de même qu'à la vue du départ des feuilles à l'extérieur, on croit avoir une divergence $2/5$ avec une spirale tournant à gauche. Pourtant il y a en réalité onze séries de faisceaux, et la divergence réelle, anatomique est $3/11$ et sénestre. On voit, en effet, que deux faisceaux foliaires médians successifs émergeant du même caulinaire sont séparés par onze entrenœuds, et que, entre les émergences de deux nœuds consécutifs, il y a, outre le faisceau qui donnera un médian au deuxième nœud au-dessus du supérieur, un autre caulinaire dont la première émergence de faisceau médian se produira à cinq entrenœuds de là. De cette façon, deux feuilles superposées à cinq entrenœuds de distance ne reçoivent pas leurs médians du même caulinaire.

Par suite de la disposition spiralée des caulinaires, liée elle-même à l'étroitesse de la tige : de longues portions du sympode, comprimées entre deux insertions de feuilles, restent dépourvues d'appendices, tandis qu'elles auraient complété la série en portant de nouvelles feuilles, si la spire avait été redressée et si l'espace qui les sépare des

faisceaux voisins avait été assez large pour loger leurs faisceaux. C'est donc faute d'espace que certaines portions des caulinaires sont restées unies. C'est pour cela aussi que les latéraux de la feuille s'insèrent non pas sur le caulinaire voisin ou ses dérivés, comme dans nos deux premiers types,

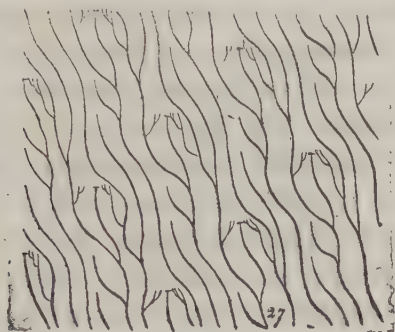


FIGURE 27. — Diagramme de la course des faisceaux dans l'*Hieracium murorum*.

mais sur les circonvoisins. Par leur lieu d'insertion, ces latéraux peuvent même être considérés comme appartenant aux feuilles avortées et détournés de leur première destination au profit des seules feuilles qui se développent. C'est ce qui explique l'allongement énorme des faisceaux latéraux qui s'insèrent à droite des caulinaires. La torsion a eu aussi pour conséquence d'entraîner l'insertion des médians à droite, la spirale tournant à gauche, tandis que, lorsque les sympodes sont parallèles à l'axe, ils s'insèrent du côté où tourne la spirale.

Enfin, les gemmaires obéissant à la loi générale se sont allongés pour occuper la plus grande surface laissée libre. Les gemmaires droits (à gauche du médian foliaire) parcourent un entre-nœud vrai, et se ramifient une fois; les

gauches parcourent plus d'un entrenœud apparent, près de trois entrenœuds vrais et se ramifient deux fois dans le cylindre central.

Ainsi la torsion des faisceaux caulinaires entraîne cette conséquence, que la divergence apparente ne correspond pas à la divergence anatomique. Nous avons une divergence $2/5$ dérivant par avortement de la divergence $3/11$.

Ce degré de complication ne semble pas rare chez les Liguliflores. On voit par là quelle prudence il faut apporter dans l'appréciation des apparences anatomiques. Nous trouverons de nouvelles transitions entre types en apparence distincts, des différences profondes avec un extérieur analogue dans les tiges à verticilles. Nous insisterons sur la valeur de ces faits au chapitre de l'insertion des feuilles.

La sortie prématurée des faisceaux qui ont dans l'écorce une course longitudinale plus ou moins étendue au-dessous du nœud où ils émergent n'est pas sans influence sur l'allure générale des faisceaux dans le cylindre. Pourtant cette influence est assez secondaire pour que nous en remettions l'étude au chapitre V, où nous examinerons les relations des feuilles avec la tige, et non plus, comme ici, exclusivement la physionomie que ces relations impriment au cylindre central.

B. — Feuilles verticillées.

QUATRIÈME TYPE. — *Eupatorium cannabinum* (fig. 28). — Malgré le grand nombre des faisceaux (36-48 sur la coupe transversale), la disposition est d'une excessive simplicité. Les caulinaires sont au nombre de 12 en forme de sinusoides réguliers contrariant leurs courbures. Il en résulte que l'espace séparant deux d'entre eux présente une

succession moniliforme de dilatations et de rétrécissements alternant régulièrement d'un espace au voisin. Dans ce cadre, parfaitement régulier, les faisceaux foliaires, médians et latéraux, se comportent tous d'une façon identique. Du point d'émergence qui correspond au sommet d'une partie large, le faisceau descend au milieu de cette portion qui



FIGURE 28. — Diagramme de la course des faisceaux dans l'*Eupatorium cannabinum*.

comprend un entrenœud, puis au milieu d'une portion étroite de l'entrenœud suivant. Au nœud, il rencontre l'émergence du faisceau précédent : il ne peut en conséquence continuer sa course longitudinale. Comme rien ne détermine son inclinaison d'un côté plutôt que de l'autre, il se bifurque et donne deux branches qui descendent parallèlement aux caulinaires voisins, de manière à occuper l'espace laissé vide entre eux et le foliaire inférieur, et parcourent ainsi un entrenœud. Au moment où les caulinaires se rapprochent l'un de l'autre pour constituer une portion rétrécie, les racines du foliaire les rencontrent et s'insèrent à ce niveau. C'est tantôt au nœud même que ce raccord s'opère ; et comme il y a six faisceaux foliaires par entrenœud, toutes les coupes transversales présentent trente-six faisceaux ; tantôt c'est un peu plus bas, et l'on a douze faisceaux de

plus dans la région de l'entreœud supérieure à cette insertion.

De cette façon, chaque caulinaire donne des foliaires, médians ou latéraux alternativement à droite et à gauche. Les faisceaux gemmaires ne laissent, le plus souvent, qu'une trace très courte pour laquelle les racines du médian supérieur divergent un peu plus que les autres. Les gemmaires s'insèrent sur les racines des faisceaux foliaires.

L'*Eupatorium purpureum*, qui porte des verticilles de 4-6 feuilles, présente la même course fasciculaire, mais avec le double ou le triple de faisceaux.

CINQUIÈME TYPE. — *Arnica montana* (fig. 29). — Dans l'*Arnica*, les faisceaux médians se comportent comme dans l'*Eupatorium* : il y en a deux par entreœud ; mais les

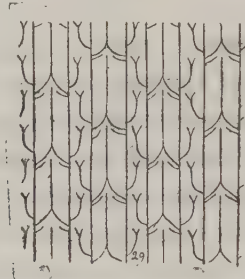


FIGURE 29. — Diagramme de la course des faisceaux dans l'*Arnica montana*.

latéraux n'ont qu'une seule racine. Il en résulte qu'au lieu d'un réseau embrassant tous les faisceaux de la tige, il y a quatre groupes indépendants à course longitudinale, formés chacun de deux caulinaires reliés entre eux par les racines des médians et émettant de chaque côté des latéraux. Faisceaux foliaires et gemmaires s'insèrent respec-

tivement au même niveau sur les deux caulinaires d'un même groupe; mais ils alternent avec ceux des groupes voisins. De cette manière, les latéraux parcourent chacun un seul entrenœud, à la partie supérieure duquel ils se bifurquent; et la place laissée libre par leur raccord est immédiatement occupée par le latéral du nœud suivant.

Les gemmaires sont petits sur les tiges ordinaires et leur trace presque nulle. La trace des pédoncules est toujours notable; parfois elle dépasse en volume les faisceaux propres de la tige; c'est ce qui a lieu quand, par avortement ou réduction extrême de la tige principale, deux branches florales semblent en être une bifurcation.

II. — Faisceaux surnuméraires.

Les groupes libériens que l'on trouve dans la moelle chez plusieurs Liguliflores ont une course intimement liée à celle des faisceaux libéro-ligneux dont ils sont les satellites. Ceux-ci peuvent être des foliaires ou des réparateurs. Seulement quand un faisceau conjugué se rend dans une feuille, le satellite ne le suit pas comme le liber médullaire des véritables faisceaux bicollatéraux. Ces faisceaux médullaires sont de deux sortes :

A. — Les uns, et ce sont les plus fréquents, sont toujours opposés à la pointe du bois d'un collatéral et rappellent ainsi les faisceaux bicollatéraux. Ils apparaissent dans des tiges très jeunes par cloisonnement répété de cellules médullaires jusqu'à indifférentes. Leurs éléments externes en contact avec les cellules normales deviennent le siège d'un réseau de laticifères. Ces cellules sécrétrices sont d'abord localisées à la face interne (*Tragopogon*, etc.);

d'autres fois elles entourent tout le groupe libérien (*Lactuca*, etc.).

Lorsque les faisceaux collatéraux munis d'un satellite libérien s'échappent dans les feuilles, ce dernier s'arrête pour contribuer à combler l'anneau normal du cylindre central si le foliaire est latéral. Si le foliaire est médian, le satellite, entraîné jusqu'au niveau où s'insère le bourgeon, est englobé dans sa formation. En conséquence, il se fragmente en un certain nombre de masses qui contribuent à constituer, en partie le liber normal du bourgeon, en partie celui de la tige mère dans la lacune due au départ du foliaire. Nous décrirons au chapitre VI ce phénomène dans le *Lactuca virosa* à propos de l'insertion des bourgeons.

B. — Les faisceaux médullaires de la deuxième sorte résultent d'une invagination de l'assise génératrice et se disposent en îlots tout autour du bois normal, au lieu de former une seule masse directement appliquée à la pointe. On peut étudier ce type dans les Pissenlis. Dans le long pédoncule du *Taraxacum officinale*, l'endoderme n'épaissit ses parois ni totalement ni en partie. Il n'est ni protecteur ni contentif. Aussi le liber qui prend un grand développement s'étend-il uniquement du côté externe. L'assise génératrice ne présente alors aucune sinuosité. La portion de moelle correspondant au bois se lignifie faiblement à la base, nullement dans les portions plus élevées. Le péricycle multiplie ses éléments qui deviennent nacrés, mais s'épaississent à peine. Les laticifères sont toujours localisés dans la zone externe. Au cours du développement, le diamètre du cylindre central n'augmente pas en raison de la multiplication des éléments; les faisceaux libériens secondaires formés aux dépens du péricycle, ne rencontrant aucun obstacle, sont en quelque sorte énucléés par compression, et restent

dans l'écorce avec leur arc laticifère de péricycle secondaire. Tout s'arrête là dans le *Taraxacum officinale*.

Dans le *Taraxacum serotinum*, ces faisceaux libériens corticaux s'individualisent plus complètement, et se revêtent d'une gaine continue de laticifères. Quelques-uns entraînent un ou plusieurs vaisseaux. Le liber, de même que le péricycle, se développe tout autour d'eux, et l'on a des faisceaux concentriques. A la base des pédoncules, un anneau lignifié envahit rapidement toute la région des rayons médullaires correspondant au bois. Grâce à cette sclérose précoce, les faisceaux libériens ne peuvent s'accroître que du côté externe; les limites de la région ligneuse sont circulaires sans présenter de dépressions au niveau des groupes libériens. A peine voit-on au sein de cet anneau quelques éléments libériens peu développés. Il en est tout autrement dans les parties élevées du pédoncule. A ce niveau la lignification est nulle; aucun obstacle ne s'oppose aux tendances de la couche génératrice; aussi, l'anneau normal étant trop étroit, cette assise se contourne-t-elle autour du bois de chaque faisceau. Elle donne une série d'îlots libériens sur les flancs et parfois jusqu'au voisinage de la pointe des portions ligneuses des faisceaux normaux. D'autres groupes semblables apparaissent dans l'intervalle des faisceaux. Le plus souvent cette assise ne donne que du liber. Parfois pourtant sa face interne devient génératrice et quelques vaisseaux y apparaissent. Ainsi, en l'absence d'anneau résistant interne et externe, les éléments issus secondairement de l'assise génératrice se disséminent dans tout le parenchyme. Tous ces groupes se perdent dans le réseau qui donne insertion au système conducteur de la calathide.

III. — Cambium.

Au début, la formation du système conducteur se localise en groupes de faisceaux libéro-ligneux distincts. Le développement s'arrête là dans de nombreux pédoncules (Arno-seris, Tragopogon), plus rarement dans la tige aérienne et dans les rhizomes. Dans ces tiges, la structure primaire est persistante en ce qui concerne le système conducteur.

Plus souvent les cellules du cylindre central qui s'étendent entre deux faisceaux voisins, d'abord indifférentes et confondues avec celles de la moelle (rayons médullaires), se cloisonnent pour constituer une zone génératrice de tissus secondaires. Cette zone, le *cambium*, appartient à l'autocycle et non au péricycle. Dans les rhizomes et les tiges aquatiques où elle acquiert la vitalité la plus active et la plus prolongée, elle produit d'ordinaire dans toute son étendue du bois secondaire en dedans, du liber secondaire en dehors. Elle en produit aussi bien entre le bois et le liber des faisceaux primaires, que dans les rayons médullaires primitifs.

Dans les tiges aériennes elle donne de même un cercle libéro-ligneux continu : *Cnicus benedictus*, *Santolina Chamæcyparissus*. Mais plus souvent elle est douée d'une évolution moins régulière ; l'activité des éléments s'y ralentit, et la tendance à la sclérose s'accroît. Dans le *Tragopogon pratensis*, où le rhizome présente une gaine complète de bois et de liber secondaires, le cambium produit dans la tige végétative aérienne un anneau de fibres et non des vaisseaux. Néanmoins la situation et la forme des cellules cambiales montrent bien que ces fibres en sont issues, ce qui est confirmé par ce fait que le cambium en produit de

semblables même sur le dos des faisceaux ligneux primaires, entre le bois primaire et le liber. L'assise génératrice est bientôt envahie elle-même par la lignification qui marque le terme de son activité. Dans les parties plus élevées, ce terme est de beaucoup avancé, en sorte que le cambium est mort-né : il se transforme immédiatement en stéréome, dont la nature ligneuse est nettement établie par son homologie avec le bois secondaire de la région précédente. Les cellules médullaires contiguës prenant part à cette évolution ligneuse, la moelle s'épaissit et se sclérose de proche en proche, parfois jusqu'au centre. Qu'elles se cloisonnent ou non, les cellules de l'autocycle, contiguës à leurs homologues devenues cambiales, harmonisent leur évolution avec celle de ces dernières. Si l'on considère que le bois lui-même apparaît au sein des génératrices d'abord indifférentes de l'autocycle, que le cambium générateur du bois secondaire naît aux dépens de cellules parenchymateuses de cette région et fait évoluer en bois des éléments qui auraient pu s'organiser définitivement en parenchyme ou en stéréome : on conçoit l'impossibilité d'établir une limite anatomique tranchée entre le bois et la moelle. Il est certain qu'une partie du stéréome des rayons médullaires est l'équivalent du bois secondaire. Il y a donc un stéréome ligneux, non pas seulement par sa nature chimique, mais par ses propriétés anatomiques. De ce cambium avorté à l'absence de cambium, il n'y a qu'un pas, et ce pas est franchi entre la tige végétative et le pédoncule. Les faisceaux restent isolés dans cette dernière région.

Ce cambium avorté qui s'épuise à donner du stéréome est surtout fréquent chez les Radiées et les Liguliflores. On le distingue nettement dans certaines plantes riches en parenchyme comme le *Sonchus arvensis*, où il est le siège d'un

cloisonnement assez prolongé avant de s'infiltrer de lignine. Malgré cela, tous les segments ainsi formés se transforment en simple sclérenchyme.

Plus habituellement des îlots libériens apparaissent en dehors de ce cambium, soit uniquement à ses dépens, soit avec le concours du péricycle. Les segments internes se transforment en arcs lignifiés ininterrompus, dans lesquels quelques faisceaux se différencient en face des groupes libériens. Cette structure s'observe dans les tiges aériennes d'*Artemisia pontica*, *Achillea Millefolium*, *Ptarmica moschata*, *Tagetes patula*, *T. signata*, *Prenanthes purpurea*, *Leontodon hispidum*, *Tolpis barbata*, *Cichorium Endivia*, etc.

Chez les Tubuliflores, le cambium forme d'ordinaire du bois secondaire franc dans le rhizome et les parties basses des tiges aériennes; il ne se constitue pas du tout dans les portions élevées. Là, chaque faisceau s'entoure d'une gaine de petites fibres. La moelle peut se lignifier dans la région des rayons au contact de cette gaine scléreuse. Lorsque les faisceaux sont rapprochés et leur gaine épaisse (*Serratula tinctoria*), celle-ci peut les réunir dans un cercle continu résultant de la soudure des gaines partielles de chaque faisceau. Quand cette sclérose reste puissante dans les pédoncules, elle peut englober par groupes les traces des feuilles et des bourgeons unies à un ou deux caulinaires. On croirait alors avoir plusieurs cylindres distincts disposés en cercle. C'est ce qui s'observe dans les pédoncules des Echinops. Là, les bourgeons floraux sont plus puissants que dans la plupart des Composées, puisque, au lieu de s'épuiser immédiatement dans la formation d'un fleuron, ils donnent d'abord plusieurs écailles, de sorte que le fleuron, en-

touré d'un péricline spécial, est comparable à une calathide tout entière.

Bon nombre de plantes des autres tribus sont dans le même cas. Qu'il nous suffise de citer *Artemisia spicata*, *A. glacialis*, *Gnaphalium supinum*, *Leontopodium alpinum*, *Inula bifrons*, *Arnoseris minima*, etc., où les faisceaux sont soit fermés, soit reliés par un cambium produisant un cercle régulier libéro-ligneux.

Lorsque le cambium se constitue, il isole le péricycle du bois qu'il produit ou de la moelle lignifiée au contact du bois, et ce péricycle reste mou : *Chrysanthemum segetum*, *Leontodon hispidum*. Cette disposition est surtout constante lorsque le cambium a produit en dehors un cercle libérien (*Artemisia*). Mais quand le cambium ne produit pas de liber ou en forme seulement quelques îlots isolés, et que du côté interne il avorte pour ne produire que du tissu scléreux : le péricycle des rayons, sollicité à la fois par le voisinage du stéréome opposé aux faisceaux et par le cambium lignifié, est lui-même frappé de sclérose. Si cette sclérose est précoce, la limite entre le bois et le péricycle est à peu près aussi difficile à trancher qu'en l'absence de cambium. Elle est marquée par un changement dans la forme et les dimensions des cellules ou par quelques cloisons tangentielles, témoins de l'activité fugace du cambium (*Prenanthes purpurea*).

En l'absence de cambium au contraire, les cellules médullaires s'épaississent avec une puissance régulièrement croissante jusqu'à l'endoderme (la plupart des pédoncules).

Dans les tiges aériennes, le cambium est souvent simple et formé aux dépens de la première assise de l'autocycle ; il produit seulement du bois parenchymateux ou fibreux du côté interne, ou même se lignifie immédiatement de façon

que la sclérose s'étende jusqu'au péricycle. Il peut aussi être double, et, tout en ne donnant du côté du bois aucun élément vasculaire, il forme extérieurement du liber, soit en îlots épars (cas très fréquent), soit en couche continue (*Chondrilla juncea*).

Quand le cambium est simple et appliqué immédiatement contre le péricycle, les éléments contigus de cette assise deviennent fréquemment générateurs de liber, et l'on a ainsi des groupes libériens isolés en face du stéréome ligneux, à moins que l'apparition de quelques vaisseaux n'en fasse de nouveaux faisceaux conjugués dont le liber est produit, au moins en partie, par le péricycle, le bois par l'autocycle : *Leontodon hispidum*, *Tolpis barbata*.

L'activité génératrice secondaire du cambium est due à la propagation des propriétés génératrices de l'arc intralibérien des faisceaux primaires. Une extension analogue de la propriété génératrice aux éléments indifférents du cylindre central peut résulter aussi du voisinage des éléments de même nature appartenant aux appendices. C'est cette différenciation par propagation qui transforme certains éléments de l'autocycle en pièces de raccord entre les systèmes de la tige et les systèmes homologues des membres appendiculaires. Il en résulte que des membres latéraux ne s'insèrent que sur des portions jeunes, à structure indifférente et pourvues de tissus capables d'harmoniser leur évolution avec celle des éléments homologues entre lesquels ils se trouvent compris. Les cellules de la région cambiale sont essentiellement dans ce cas. Grâce à leur prédestination à former du liber en dehors, du bois en dedans, il suffit du contact des faisceaux propres des feuilles ou des branches pour déterminer en elles cette différenciation et les transformer en faisceaux qui cheminent parfois

dans une longue étendue avant de se raccorder aux faisceaux propres de la tige et constituent la trace de ces membres. Ces faisceaux de raccord qui appartiennent à la tige, mais dont le mode d'évolution spécial a été déterminé par l'appendice, peuvent se développer au sein d'un anneau cambial continu et préformé, par extension de la propriété génératrice des faisceaux primaires ; ou bien ils constituent la seule différenciation libéro-ligneuse de la région cambiale. Cette région reste indifférente dans le reste de son étendue ; et l'on voit les faisceaux foliaires ou gemmaires, aussi bien que les caulinaires, isolés par du tissu parenchymateux qui constitue les rayons médullaires : pédoncules d'*Hieracium aurantiacum*, *Tagetes signata*, *Carthamus tinctorius*, *Silybum Marianum*, *Cnicus benedictus*, etc.

IV. — Système de soutien.

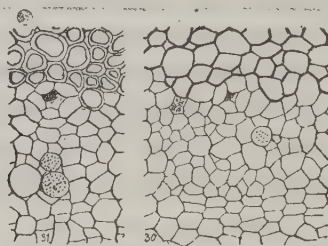
Le système scléreux est si directement sous la dépendance des conditions de milieu que nous en ferons l'étude avec plus de profit, lorsque nous envisagerons les influences de cette nature. Disons seulement que tous les éléments de l'autocycle, à l'exception des éléments propres du liber primaire, sont capables de subir cette transformation.

V. — Système sécréteur.

Laticifères. — Contrairement à l'opinion de M. de Bary, M. Van Tieghem (loc. cit. 1883) professe que les laticifères des Liguliflores « sont exclus du liber primaire ». Nous trouvons la même conclusion mentionnée dans des notes que nous avons rédigées avant la communication de M. Van Tieghem, et concernant un grand nombre de Liguliflores. Il

est inutile de les reproduire, puisque le fait est acquis à la science. Nous mentionnerons pourtant deux exceptions.

La première a trait à la situation des laticifères en rapport avec les îlots libériens médullaires. M. Van Tieghem les regarde aussi comme « extérieurs et non intérieurs au liber ». Nous avons résumé en ces termes notre opinion sur ce point (loc. cit. page 110) : « Dans les îlots libériens médullaires, le rang de petites cellules de parenchyme où se localisent les laticifères à la période primaire ne se distingue du liber ni par son origine, ni par une limite tranchée. Ne pouvant se loger hors du liber, les laticifères ne s'enchevêtrent pas avec les éléments essentiels de ce tissu, mais s'étalent en réseau à la périphérie. *Ils appartiennent bien au parenchyme libérien.* Ce fait, loin de diminuer le rôle du péricycle, le met mieux en relief, puisque c'est seulement en son absence que l'on trouve des laticifères dans le liber primaire. »



FIGURES 30-31. — Canaux oléifères dans le liber primaire de l'*Ambrosia trifida*.

30. Tige jeune. — 31. Tige plus âgée.

La deuxième concerne certaines tiges à racines (*Hieracium Pilosella*), dans lesquelles les faisceaux caulinaires possèdent des laticifères au sein de leur liber. Nous y reviendrons au chapitre VII.

Ce sont bien là des exceptions de nature à confirmer la règle.

Canaux oléifères. — Les canaux oléifères se trouvent fréquemment dans le liber secondaire, et à cet égard la tige ne diffère pas de la racine. Mais leur absence dans le liber primaire aussi bien que dans le péricycle a toujours été considérée comme un des caractères les plus absolus des Composées. Nous avons pourtant découvert aussi une exception à cette règle. Elle concerne l'*Ambrosia trifida*. Les canaux oléifères apparaissent (fig. 30 et 31) à la limite du péricycle et du liber; et l'on pourrait se demander à laquelle des deux régions ils appartiennent. Le doute s'évanouit si l'on remarque qu'ils naissent dans une rangée d'éléments mous en contact immédiat avec les cellules criblées, et disposés en concordance avec le liber, en discordance avec le stéréome péricyclique. Nous n'avons pu, faute de matériaux, remonter assez haut dans la série du développement qui aurait pu corroborer les résultats de l'examen des parties adultes. Cette étude aurait, il est vrai, présenté certaines difficultés liées à ce fait que les îlots scléreux du péricycle se constituent de bonne heure, ce qui est prouvé par l'interruption des plissements endodermiques à leur niveau, et que par suite leur organisation est aussi précoce que celle du liber. De cette façon les parties contiguës de ces deux zones subissent une évolution commune.

Des plantes voisines, plusieurs *Xanthium* et *Iva*, ont été examinées en vain au point de vue de ces canaux libériens. Le fait de l'*Ambrosia* est jusqu'ici unique.

Les canaux oléifères médullaires sont assez fréquents. Remarquons que la même plante peut en présenter dans

certaines tiges tandis qu'ils manquent dans d'autres. L'*Artemisia Absinthium* est dans ce cas : les tiges végétatives seules en possèdent à l'exclusion des tiges florales qui s'organisent plus vite. Chez le *Carlina acaulis* les tiges souterraines en ont seules et de très volumineux ; les tiges florales (qui dépassent 0^m,30 dans la var. caulescens) en sont dépourvues.

Néanmoins ils sont souvent en nombre assez constant. M. Van Tieghem a indiqué les principales dispositions qu'ils affectent à l'égard des faisceaux. Voici cette liste que nous avons un peu étendue : les exemples empruntés à M. Van Tieghem sont marqués d'une (*).

a. — Un petit nombre seulement des faisceaux, deux par exemple, ont un canal ventral : *Ageratum conyzoides**.

b. — Chaque faisceau foliaire a un canal dorsal et un ventral : *Solidago limonifolia**, rhizome de *Carlina acaulis*.

c. — Un canal ventral et plusieurs dorsaux à chaque faisceau foliaire : *Serratula centauroides** (le *Serratula tinctoria* n'en a pas), *Centaurea ruthenica* (parfois deux ventraux).

d. — Plusieurs canaux ventraux disposés en deux groupes aux cornes de l'arc fibreux interne, et plusieurs canaux dorsaux disposés de la même manière : *Carduus pycnocephalus** (le *Carduus nutans* n'en a pas).

e. — Un arc de canaux ventraux et un arc de canaux dorsaux : *Helianthus tuberosus**, *Cinara Cardunculus*.

f (nouveau). — Plusieurs dorsaux ; un ventral à la pointe et 1-2 sur les flancs : *Rhaponticum pulchrum*.

VI. — Moelle.

La moelle étant essentiellement un tissu de remplissage, n'a pas une personnalité anatomique bien accusée. Son évolution est liée à celle des éléments plus importants du cylindre central, à savoir l'anneau libéro-ligneux avec le cambium et le péricycle.

Pour suivre l'élargissement de la tige, la moelle, tant qu'elle est jeune, multiplie activement ses éléments. Elle peut encore suivre la dilatation générale alors qu'elle est déjà différenciée en parenchyme, si la région est abondamment pourvue de matériaux nutritifs, comme c'est le cas pour les rhizomes. On y voit alors le diamètre devenir très considérable; et les cellules primitives séparées entre elles par des méats sont divisées par des cloisons planes (*Arnica montana*, etc.). Ce cas est poussé à l'extrême dans les tiges tuberculeuses de l'*Helianthus tuberosus*.

Mais il n'en est pas toujours ainsi. Dans les portions aériennes en particulier, la puissance vitale se concentre autour de l'anneau ligneux rejeté à la périphérie. Aussi le développement des cellules médullaires est-il arrêté vers le centre. Si cet arrêt est précoce, il s'accompagne de résorption, ou bien les cellules meurent et se dessèchent alors que leurs parois sont minces et cellulósiques. Aussi ne tardent-elles pas à se déchirer et à être entraînées vers la périphérie. Elles tapissent alors la cavité centrale, et en isolent les cellules vivantes généralement lignifiées : *Taraxacum*, *Arnoseris*, *Artemisia*, *Achillea*, etc.

Dans les rhizomes, il peut arriver que les cellules centrales se maintiennent assez longtemps vivantes. Elles épaississent leur membrane et acquièrent une certaine résis-

tance. Quand leur vitalité se ralentit, elles ne peuvent être ni résorbées ni entraînées vers la périphérie ; elles constituent un séquestre au sein des portions actives. Celles-ci s'enflamment comme le font les cellules corticales au contact des assises externes à vitalité ralentie. Une couche phellogène se constitue et isole le séquestre, qui lui-même est envahi par la subérisation : rhizome d'*Artemisia glacialis*.

Dans les vieux rhizomes, la moelle épaissit ses parois sans les incruster de lignine et leur donne l'aspect collenchymateux.

La lignification y est rare (*Petasites*). C'est le contraire qui a lieu dans les tiges aériennes. Au contact de l'anneau du bois, les éléments médullaires sont envahis de proche en proche par l'incrustation ligneuse. Les parois restent minces ou s'épaississent et présentent les divers types de sculptures des parois lignifiées : outre les ponctuations simples, les ponctuations scalariformes (*Artemisia spicata*, etc.), les ponctuations croisées (*Dapsana communis*).

La moelle est traversée par des systèmes dont l'étude sera mieux placée ailleurs. Ce sont : le système scléreux déterminé par la lignification que nous venons de mentionner, et par les faisceaux de stéréome accolés à la pointe du bois, le système sécréteur représenté par les canaux oléifères étudiés plus haut et, dans le *Cirsium oleraceum*, par des cellules à latex simples et isolées, le liber médullaire, et enfin dans les pédoncules les traces foliaires et gemmaires de la calathide.

CHAPITRE V

Insertion des Feuilles.

Les feuilles naissent sur les flancs de la tige aux dépens d'une émergence comprenant une portion d'épiderme et une portion d'écorce. Elles sont caractérisées comme membres lorsque divers systèmes anatomiques et en particulier les faisceaux libéro-ligneux se sont différenciés dans leur sein. Ces systèmes se raccordant avec ceux de la tige, leur étude nous intéresse directement. Il n'y a pas de raccord entre l'épiderme ni l'écorce des deux membres, puisque ces deux régions dans la feuille ne sont que des prolongements de leurs homologues de la tige ; le raccord des faisceaux doit fixer notre attention.

Le plus souvent la feuille des Composées s'unit à la tige par 3 faisceaux qui se distribuent dans le limbe, sauf chez le *Barnadesia rosea*. Cette plante, singulière à tant d'égards, possède des feuilles bistipulées, et chaque stipule épineuse absorbe l'un des faisceaux latéraux. La nervure médiane passe seule dans le pétiole et se ramifie dans le limbe. Nous ne connaissons pas d'autre exemple de feuilles stipulées chez les Composées.

Le nombre de faisceaux que la feuille raccorde à la tige peut dépasser 3 : il est en moyenne de 7 dans *Tragopogon*

pratensis, *Serratula gigantea*. Au reste il varie dans une même plante. Ainsi l'*Artemisia Absinthium* a des feuilles à 3 faisceaux sur la tige florale, à 7 faisceaux sur la tige végétative.

Nous n'avons pas à revenir sur le cas où les faisceaux foliaires (tous ou seulement le médian) cheminent un certain temps dans le cylindre avant de s'insérer latéralement à un caulinaire (trace foliaire). Nous en avons décrit les principaux types au chapitre IV. Le trajet dans l'écorce peut offrir les mêmes particularités. Ou bien, et c'est le cas habituel, tous les faisceaux sortent du cylindre au nœud même et ne laissent dans l'écorce qu'une trace insignifiante. Ou bien ils y suivent un trajet plus ou moins oblique et ne pénètrent dans le cylindre qu'au-dessus du nœud. Parfois ils parcourent dans l'écorce l'étendue de plusieurs entrenœuds. Il y a alors balancement entre la trace dans l'écorce et la trace dans le cylindre central. Ainsi dans le *Bellis perennis*, la trace corticale du médian comprend seulement un demi-entre-nœud; la trace des latéraux en parcourt deux. Sauf ce dernier cas, la trace foliaire dans l'écorce est négligeable, et sur le diagramme on reporte l'extrémité supérieure des faisceaux au nœud même. Dans les cas comme celui du *Bellis*, il est bon que le diagramme distingue la trace proprement dite (dans le cylindre) de la trace corticale. On indiquera par exemple la première en plein, la deuxième en pointillé.

Nous savons déjà que la disposition des feuilles répond à plusieurs types. Dans l'insertion latérale, la divergence apparente $2/5$ est habituelle. La direction de la spirale génératrice est déterminée par l'insertion des faisceaux foliaires. Elle tourne soit à gauche : *Serratula gigantea*, *Doronicum pardalianches*, *Tussilago Farfara*, *Matricaria Chamo-*

milla, *Pyrethrum roseum*; soit à droite : *Tragopogon pratensis*, *Hypochæris radicata*, *Prenanthes purpurea*; *Centaurea montana*, *C. Jacea*. *Cirsium acaule*, *C. lanceolatum*; *Artemisia ramosa*, *A. Dracunculus*, *Leucanthemum vulgare*, *Matricaria inodora*, *Anthemis arvensis*, *Balsamita vulgaris*, etc. — Nous connaissons aussi la disposition verticillée; ordinairement décussée : *Arnica montana*, *Eupatorium cannabinum*, *Actinomeris oppositifolia*, *Silphium perfoliatum*, *Dahlia*, *Helianthus*, *Ligularia*, *Bidens*, etc.; parfois en cycles de 3-4-6.

On pourrait être surpris de rencontrer ces dispositions extrêmes dans des plantes fort voisines : les feuilles alternes des Doronics à côté des feuilles opposées de l'Arnica, les feuilles alternes des Tussilago près des verticilles des Eupatorium. L'anatomie va nous montrer des formes de passage et nous expliquer comment ces types se transforment l'un dans l'autre.

PASSAGE DE LA DISPOSITION SPIRALÉE A LA DISPOSITION VERTICILLÉE.

Dans l'*Actinomeris tetraptera*, il n'y a qu'une feuille à chaque nœud; mais on trouve alternativement deux nœuds très courts et un plus long. Comme d'autre part la distance angulaire des feuilles est la même, quels que soient les entre-nœuds auxquels elles correspondent, il est clair qu'aucune spirale ne peut comprendre l'ensemble de leurs insertions. Une ligne qui les joindrait toutes formerait une série de segments de spirale à divergence $1/3$ dans l'étendue de deux petits entre-nœuds, alternant avec des segments de spirale à divergence $1/2$ dans l'étendue de l'unique entre-

nœud plus long. Mais il y a trois spirales génératrices embrassant respectivement l'ensemble des feuilles qui surmontent les entre-nœuds de même ordre, et possédant chacune une divergence $1/6$. Il en serait de même dans un verticille de 3. La disposition des feuilles de l'*Actinomeris tetraptera* est très intéressante, puisqu'elle nous montre comment s'opère le passage de la disposition spiralée à la disposition verticillée.

Considérons une tige pourvue de cinq orthostiques à divergence $2/5$, comme il y en a un grand nombre dans les genres voisins de l'*Actinomeris*. Conformément à la loi d'Hofmeister « chaque nouvelle feuille naît au-dessus du plus large intervalle laissé libre par les membres les plus récemment formés », ce qui détermine la divergence indiquée. Diminuons la longueur de deux entre-nœuds consécutifs, de manière que trois feuilles se rapprochent : la distance de la feuille qui s'insère au-dessus d'un entre-nœud court à la feuille à laquelle elle est immédiatement superposée se trouve raccourcie. Par compensation, l'insertion sera rejetée un peu en dehors de l'orthostique. La feuille suivante aura un écart plus grand, puisque le raccourcissement de la distance qui la sépare de sa voisine du même orthostique porte sur deux entre-nœuds. La distance angulaire de deux feuilles consécutives est modifiée par cette torsion des orthostiques ; et comme les trois feuilles rapprochées tendent à diverger également l'une de l'autre, ce qui est la situation la plus conforme à la règle de position, elles finissent par diverger de $1/3$. Elles ont alors atteint le maximum de modification utile.

Si l'on passe au nœud suivant au delà d'un long entre-nœud, l'écart s'accroît de manière que les feuilles de chaque groupe alternent avec celles des groupes voisins, et le nom-

bre des orthostiques est porté à 6. Ce changement nécessite la divergence $1/2$ entre la dernière feuille d'un groupe et la première de celui qui suit.

Comme autre conséquence, il n'y a plus de spirale génératrice commune; mais il y a 3 spirales dont chacune comprend les feuilles homologues des divers groupes : une spirale pour les feuilles inférieures, une pour les moyennes, une pour les supérieures.

La tige que nous venons de considérer, tout en ayant les feuilles isolées, jouit de toutes les propriétés des tiges à verticilles. Cette transformation est une conséquence mathématique de la loi d'Hofmeister, étant donné le raccourcissement de quelques entre-nœuds. Il y a donc des transitions insensibles entre les feuilles alternes et les feuilles verticillées, entre les spirales génératrices multiples et la spirale unique, entre les divergences de différentes valeurs. C'est un fait capital pour fixer la valeur taxonomique de ces caractères.

L'*Actinomeris helianthoides* présente tout à fait le même mode d'insertion des feuilles que l'*A. tetraptera*.

Des feuilles verticillées en cycles alternes de 3 aux feuilles décussées il n'y a qu'un pas, et nous trouvons cette dernière disposition dans l'*Actinomeris oppositifolia*. La plupart des plantes à feuilles décussées présentent accidentellement des verticilles ternaires (Phlox, Weigelia, Lonicera, etc.). Parmi les Composées, l'*Eupatorium perfoliatum* nous a offert cette particularité, tandis que l'inverse s'observe fréquemment chez l'*Eupatorium ternifolium* dont les verticilles comprennent normalement 3 feuilles. Dans l'*Helianthus tuberosus*, on observe aussi fréquemment des verticilles de 2 que de 3, et souvent dans une même tige on voit la disposition verticillée faire place à

l'insertion alterne. Cette transformation est presque constante chez l'*Helianthus orgyalis*. Il est aisé alors de suivre les spirales génératrices et de constater qu'elles tournent indifféremment à droite ou à gauche. L'*Arnica montana* offre de nombreux exemples de la transformation du type oppositifolié en type alternifolié. Au reste, le passage à la disposition verticillée est constant sur la plupart des tiges à feuilles alternes, si, au lieu de s'en tenir à la région végétative qui offre sensiblement les mêmes conditions biologiques dans toute son étendue, on passe aux inflorescences ou aux fleurs d'une part, aux feuilles embryonnaires de l'autre.

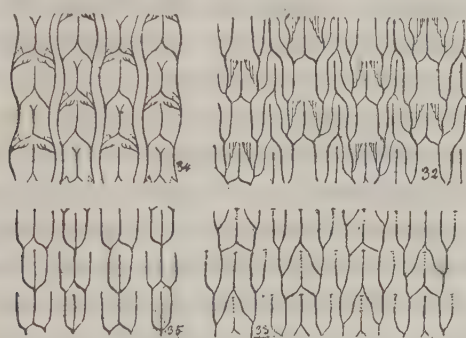
RETOUR PAR CONCRESCENCE DE LA DISPOSITION VERTICILLÉE A LA DISPOSITION SPIRALÉE.

Ce retour n'ayant pas encore été mis en lumière, ne peut être établi solidement que par l'anatomie comparée de plusieurs familles. Et tout d'abord notons un fait qui n'est pas indifférent au point de vue taxonomique, c'est la profonde affinité que les caractères anatomiques révèlent entre les *Périgynes*, qu'elles soient dialypétales ou gamopétales.

La course des faisceaux dans les Dipsacées (*Knautia arvensis*, fig. 32) est voisine de celle de l'*Eupatorium cannabinum*. Elle est moins régulière; il n'y a plus une parfaite concordance entre les faisceaux médians et les latéraux. Les médians ont des racines s'insérant au nœud même; tandis que les racines des latéraux traversent un entre-nœud. De cette façon, les espaces où se développent les faisceaux médians se décomposent en deux portions alternant d'un entre-nœud à l'autre : une très étroite où les racines des

médians sont conorescèntès avec les faisceaux caulinaires, et au milieu de laquelle il n'y a pas de faisceau ; une très large où les traces gemmairès ramifiées entourent le faisceau médian. Cette disposition entraîne l'inégalité des deux racines d'un latéral ; celle qui avoisine une saillie est moins développée que celle qui correspond à un retrait du sympode.

Dans l'*Arnica montana* (fig. 29), la petite racine ne se développe plus du tout, et l'on a dans la tige quatre groupes de faisceaux distincts et formés chacun de deux sympodés avec leurs ramifications.



FIGURES 32-35. — Diagrammes de la course des faisceaux dans des familles anatomiquement parentes des Composées.

32. *Knautia arvensis*. — 33. *Sambucus racemosa*. — 34. *Valeriana dioica*. — 35. *Cornus mas*.

Les Lonicérées et les Sambucées (fig. 33) en diffèrent uniquement par ce fait que tous les foliaires sortent à chaque nœud, même les médians qui en traversaient deux dans le cas précédent. Ce type forme encore une transition entre l'*Arnica* et le *Knautia* et par suite l'*Eupatorium*.

Condensez ce diagramme en rapprochant les quatre séries.

Les premiers latéraux, c'est-à-dire les ramifications externes de chaque série avortent, et nous avons le type des Valérianées (*Valeriana dioica*, fig. 34).

Mais le fait important, c'est la réductibilité du diagramme du sureau et par suite de tous les types à feuilles opposées que nous avons groupés autour de lui, spécialement de l'*Arnica*, à celui de certaines Périgynes à feuilles alternes, les Ombellifères. Rapprochons le diagramme du sureau de celui du fenouil figuré, d'après Kamienski, par M. Van Tieghem (Botanique, fig. 486, page 739). Ce dernier répond au même type; seulement il y a condensation. Des 4 séries de faisceaux, il n'y en a que 2 qui prennent le même développement que dans le *Sambucus*, et l'insertion des feuilles ne comprend que 2 orthostiques et non 4. Chaque série dans le *Sambucus* peut être considérée comme formée de deux sympodes émettant alternativement des faisceaux foliaires à droite et à gauche. Du côté externe, les foliaires se développent librement. Du côté interne, ils se soudent entre eux. Leur disposition est d'ailleurs déterminée par l'espace libre, et il s'en développe deux en dedans pour un en dehors. Dans les Ombellifères, il se développe entre les séries normales deux séries réduites à un sympode. Comme les sympodes voisins se disposent toujours, sauf le cas de conrescence, de manière à faire alterner leurs faisceaux pour que ceux de l'un occupent l'espace laissé libre par ceux de l'autre, il en résulte une alternance entre les départs des faisceaux médians et par suite des feuilles. De plus le médian, arrivant au premier nœud, rencontre deux latéraux qui s'échappent. Comme les faisceaux d'un sympode ne s'échappent qu'alternativement, le médian continue à cheminer jusqu'au nœud suivant, conrescent avec le latéral extrême dont les deux branches semblent issues du médian lui-même. Il s'insère par deux

racines égales au nœud suivant. Ainsi deux faisceaux dans chaque entre-nœud se trouvent beaucoup plus puissants que les autres. Mais l'un d'eux, raccordé un entre-nœud plus bas a l'avantage de l'âge. Vers lui se condense tout le développement ; et les autres faisceaux devenus ses latéraux s'échapperont tous au premier nœud, si ce n'est le privilégié qui deviendra le médian du nœud suivant, non sans avoir perdu les deux branches latérales qui lui étaient accolées, et qui, elles aussi, deviennent des nervures (les extrêmes) de la feuille.

La relation entre ces types est bien marquée par le retour de la disposition opposée dans l'inflorescence (Heracléum, etc.). Les feuilles élémentaires s'isolent complètement dans l'ombelle : tout l'involucre, ou chaque cycle de l'involucre est l'équivalent d'une feuille embrassante. Nous arrivons à considérer les faisceaux latéraux comme équivalents morphologiques du faisceau médian. L'étude de l'insertion des bourgeons nous confirmera pleinement dans cette opinion en y apportant une preuve décisive.

Le retour à la disposition opposée décussée est constant dans les Cornées, voisines des Ombellifères ; et là tous les foliaires s'échappent à chaque entre-nœud. Le diagramme du *Cornus mas* (fig. 35) dérive de celui de l'*Arnica*. Mais la soudure ne s'effectue pas seulement comme chez cette plante entre les foliaires médians, mais aussi entre deux sympodes voisins qui, contrariant leurs courbures, se rencontrent et s'unissent dans l'étendue d'un entre-nœud sur deux. De là il résulte aussi que chaque foliaire médian ne traverse qu'un entre-nœud, et non pas deux comme dans l'*Arnica*, et qu'au-dessous de lui ne s'échappe pas un foliaire latéral comme dans le *Sambucus*.

Nous observons les mêmes transformations chez les

Renonculacées où les feuilles sont quelquefois simples, coalescentes en deux feuilles opposées (Clematis), ou en une seule feuille embrassante (Thalictrum).

Quand les feuilles d'un verticille sont coalescentes en une seule, on a un retour à la forme isolée : et les feuilles s'insèrent conformément aux lois qui s'appliquent d'ordinaire aux feuilles isolées. La divergence $2/5$ est alors fréquente.

La relation entre les différents types d'insertion foliaire étant ainsi établie par l'anatomie comparée, sauf confirmation par l'insertion des bourgeons qui sera donnée au chapitre suivant, complétons leur histoire chez les Composées.

Il existe entre les feuilles distiques de la Tanaisie et les feuilles opposées de l'Arnica, la même relation qu'entre celles des Lonicéracées (ou, moins nettement, des Cornées), et celles des Ombellifères.

Tanacetum vulgare. — Si l'on considère une tige aérienne, les feuilles sont franchement alternes, et de plus distiques. L'insertion embrasse tout le pourtour de la tige qui fournit à la feuille une nervure médiane et deux paires de latérales. Le bourgeon s'insère par le procédé ordinaire à l'aisselle du faisceau médian. Vers la base de la tige les feuilles se réduisent à des écailles qui se subérisent promptement ; la longueur des entre-nœuds diminue. Sur une coupe faite dans cette région et au niveau du nœud, voici ce qu'on observe : à la base de l'entre-nœud tout se dispose comme si deux feuilles opposées devaient s'échapper au nœud ; les quatre faisceaux latéraux s'isolent rapidement dans l'écorce. Mais comme, au nœud inférieur, une seule feuille à bourgeon s'était échappée, il en résulte un affaiblissement du côté correspondant de la tige. Le faisceau opposé,

plus vigoureux, pénètre rapidement dans l'écorce. Deux faisceaux de bourgeon s'insèrent sur les deux faisceaux bordant la lacune que son départ laisse dans le cylindre central. Du côté opposé, un bourrelet parenchymateux se forme au niveau de la nervure médiane de la deuxième feuille; mais le faisceau qui devait y pénétrer ne sortira qu'au nœud suivant du cylindre central. Il en résulte que ses deux faisceaux latéraux, maintenant isolés dans l'écorce, et n'étant plus entraînés par le faisceau qui devait être leur médian, suivront le faisceau médian de la feuille 1. Le bourrelet parenchymateux de la feuille 2 se bifurque et la seule feuille qui s'échappe au nœud contient, outre deux latéraux qui lui sont propres, deux latéraux de la feuille qui s'échappera au nœud suivant. D'autres latéraux les remplacent dans l'entre-nœud qui suit.

Nous trouvons des faits de même nature dans la tribu des *Eupatoriées* où les types d'insertion les plus divers en apparence se trouvent réunis. A côté des rhizomes de *Petasites* et *Nardosmia* où tous les faisceaux foliaires d'un verticille convergent vers l'un d'eux qui devient nervure médiane de la feuille unique, nous trouvons l'*Eupatorium purpureum* dont les feuilles sont verticillées par 4-6. Chez *Eupatorium ternifolium*, le verticille possède trois feuilles. Quelques tiges du même n'ont que deux feuilles par verticille. Cette dernière disposition est habituelle dans *Eupatorium perfoliatum*, où l'on trouve aussi, mais exceptionnellement, des verticilles ternaires. Les bractées des *Petasites* sont des feuilles simples, isolées, munies de trois nervures.

Nous n'insistons pas sur ces faits dont la valeur ressortira plus nettement, au chapitre suivant, de l'étude des bourgeons et de la façon dont ils se comportent à l'égard de ces

feuilles. Constatons seulement que dans la famille, l'insertion des feuilles présente les types les plus divers : feuilles latérales, feuilles verticillées, feuilles agrégées. Toutes les transitions sont ménagées d'un type à l'autre. On retrouve tous ces types dans d'autres groupes de plantes.

ENDODERME

Au moment où la feuillure se constitue, l'endoderme n'est pas différencié ; c'est ce qui permet la communication entre les cylindres de la tige et de la feuille. L'apparition de l'appareil plissé ou épaissi marque la fin de l'activité de cette région. A ce moment les rapports des deux membres sont définitivement constitués. Les faisceaux sont accompagnés d'une portion de péricycle qui tantôt leur forme un arc dorsal, tantôt les entoure d'une gaine continue : *Bellis*, *Petasites*. La nature du péricycle détermine ici comme ailleurs la structure de l'endoderme.

Cette structure est encore sous la dépendance d'un autre facteur qui n'est pas sans rapport avec le précédent : c'est l'obliquité du trajet des faisceaux. Si les faisceaux ont un trajet presque longitudinal, et par suite séjournent un certain temps dans l'écorce, l'endoderme deviendra autour d'eux une assise plissée ou prendra tel autre caractère qu'il possède autour du cylindre de la tige. Si les faisceaux obliquent fortement, l'endoderme ne se différencie pas régulièrement. Bien plus, sur le dos d'un même foliaire, l'endoderme différencié dans les niveaux inférieurs cesse brusquement d'être distinct au point où le faisceau devient fortement oblique : *Lactuca virosa*.

La corrélation entre le retard dans l'apparition des plis-

sements et l'obliquité de l'endoderme est particulièrement évidente dans les stolons de *Bellis* où les plissements endodermiques sont très typiques. Les faisceaux latéraux obliquent peu ; ils pénètrent lentement dans la large écorce où ils possèdent, dans l'étendue de 2-3 entre-nœuds, une course presque longitudinale. Les plissements les entourent d'une gaine continue. Les médians se comportent de même à leur base : mais leurs plissements sont d'apparition tardive à la partie supérieure, région dans laquelle leur obliquité est beaucoup plus forte. Ce qui est instructif, c'est de voir sur la même coupe les faisceaux plus jeunes en rapport avec les nœuds supérieurs, et qui soulèvent déjà l'endoderme, être pourvus de cadres d'épaississements, tandis que le médian du prochain nœud n'en a pas encore.

Ainsi, à un même niveau, dans un même système, le degré d'organisation des éléments homologues n'est pas en raison directe de leur âge. Le retard dans la production de l'appareil de contention est déterminé par la prolongation de la période active que le méristème acquiert par suite de la naissance des appendices ; et par réciprocité, c'est ce retard qui permet aux appendices de se développer.

CHAPITRE VI

Insertion des Tiges.

La naissance des rameaux s'effectue d'une manière analogue à celle des feuilles dans des portions de tige non encore différenciées, et en des points où la communication entre l'écorce et le cylindre central n'est pas encore interrompue par un système contentif ou protecteur développé aux dépens de l'endoderme. Nous avons vu que l'insertion des feuilles, en retardant à un certain niveau la formation de ces systèmes, était éminemment favorable à la production des rameaux, et que ceux-ci apparaissaient d'ordinaire à l'aisselle des feuilles. La trace de la racine au point où elle est entraînée dans les cotylédons (*Calendula*) se comporte à cet égard comme les faisceaux médians des feuilles issus de la tige. L'insertion des racines latérales ne détermine pas la naissance de bourgeons, parce que cette insertion étant transverse, l'endoderme de la tige n'est pas influencé en dehors de l'espace occupé par la racine. Cela ne veut pas dire que le voisinage d'une racine latérale, pas plus qu'aucune modification du milieu interne, soit sans influence sur le développement des bourgeons nés à proximité.

Considérons un rhizome d'*Hieracium Pilosella* terminé par une jeune pousse aérienne. Chaque feuille possède trois

faisceaux et porte à son aisselle un bourgeon s'insérant par deux faisceaux au nœud même. Dans les portions supérieures de la pousse, dépourvues de racines latérales, les trois faisceaux foliaires ont à peu près la même obliquité et s'échappent simultanément de l'écorce. Le bourgeon est entièrement constitué et isolé du côté interne lorsque la feuille se détache latéralement. Au contraire dans les portions du rhizome portant de nombreuses racines, on peut voir, au voisinage de l'un de ces appendices, un faisceau entraîné avec tant de rapidité que la partie correspondante de la feuille est déjà détachée avant que le médian et l'autre latéral aient sensiblement soulevé l'endoderme. Le même voisinage de la racine latérale détermine une obliquité du bourgeon qui, plus développé de son côté, y reçoit des faisceaux foliaires avant même de s'être entièrement dégagé du côté de la moelle de la tige mère.

Les bourgeons naissent près du sommet de la tige. Dans certains cas, ils croissent rapidement avant que l'axe se soit considérablement prolongé au-dessus d'eux, et la tige semble, si les feuilles sont opposées, se bifurquer à l'aiselle de deux feuilles. Entre les deux branches on trouve la tige principale très réduite (certaines hampes florales d'*Arnica*). La tige principale peut même avorter complètement, et l'on a une fausse dichotomie. Il y a tous les passages d'un cas à l'autre.

D'autre part, la puissance du rameau est, toutes choses égales d'ailleurs, en raison inverse de celle de la feuille axillante. Le bourgeon qui naît à l'aiselle d'une feuille végétative bien développée avorte souvent, le fait est à peu près constant à l'aiselle des cotylédons. Les rameaux florifères, très puissants, possèdent des feuilles rudimentaires (bractées). Quelquefois un seul rameau floral se

développe, et s'il entraîne l'avortement de la tige, son insertion sera terminale. Son point de raccord sur la tige est marqué par la bractée. Celle-ci avorte elle-même dans bien des cas, et le raccord n'est plus indiqué que par quelques propriétés anatomiques, parfois même n'est plus visible. Dans le cas d'inflorescences complexes, on trouve souvent une série de ramifications dépourvues de feuilles axillantes (*Achillea*, etc.). Enfin, nous avons une condensation considérable dans la calathide; un grand nombre de feuilles (péricline) s'insère simultanément sous le sommet; la tige s'élargit (réceptacle); les bourgeons n'ayant pas de place pour s'insérer individuellement à l'aisselle de chaque feuille viennent se grouper en masse dans le prolongement de l'axe avorté, qui se dilate et offre à son sommet une large insertion dépourvue d'endoderme. Ainsi, nous avons à ce niveau le développement d'une masse de feuilles au centre de laquelle s'insère une masse de bourgeons, sans qu'il y ait de rapport direct entre chaque feuille prise en particulier et chaque bourgeon considéré isolément. Nous verrons, d'ailleurs, quels sont les rapports anatomiques, les connexions vasculaires qui s'établissent entre les deux groupes de membres ainsi produits à l'extrémité de la tige florale, et qui constituent la fleur composée.

De même que les feuilles, les bourgeons apparaissent dans la région externe de la tige et naissent aux dépens d'initiales épidermiques et corticales. Il y a donc continuité primitive entre les épidermes et entre les portions corticales externes. Un raccord est nécessaire entre les cylindres centraux; l'endoderme se différencie à la limite des pièces de raccord et se continue sans interruption d'un membre à l'autre. La disposition des systèmes dans le rameau est la même

que dans la tige, aussi bien que toutes les propriétés essentielles.

Les relations vasculaires du rameau avec sa feuille axillante et la tige qui le porte méritent une attention spéciale.

INSERTION VASCULAIRE DES BOURGEONS.

Malgré les relations anatomiques si évidentes qui unissent le bourgeon à la tige mère et à la feuille axillante, aucune étude d'ensemble n'a été faite jusqu'ici sur ce sujet. M. Van Tieghem (1) a résumé en une page les données acquises sur ce point. M. Le Monnier a repris cette question et exposé ses résultats d'une façon succincte (2). La question est donc encore à l'étude. Aussi, reconnaissant bien l'importance anatomique d'un tel caractère, avons-nous jugé utile d'en traiter avec quelque détail. La famille des Composées s'y prête, au reste, à merveille. Elle nous a offert à peu près tous les types décrits jusqu'à présent, et dans des conditions qui nous permettaient mieux d'en apprécier les relations réciproques et les différences essentielles que n'eût pu le faire la comparaison de plantes éloignées les unes des autres.

Les travaux antérieurs avaient eu pour conséquence de faire croire à une grande diversité fondamentale, et les premiers essais ont fait multiplier les types sans révéler les relations intimes qui les relient entre eux. M. Van Tieghem indique quatre types dans les seules Dicotylédones. Dans le premier, les faisceaux gemmaires, réunis en un petit nombre, deux par exemple, s'unissent au nœud même ou

(1) Ph. Van Tieghem. Botanique, p. 764.

(2) G. Le Monnier. Bull. Soc. sc. de Nancy, séance du 1^{er} avril 1884.

au-dessous du nœud avec les deux faisceaux qui bordent à droite et à gauche le vide laissé par le départ du faisceau foliaire médian de la feuille mère.

Dans le deuxième, les deux faisceaux laissent une trace dans le cylindre central. M. Le Monnier remarque que cette trace est souvent complexe. Si l'on veut bien se reporter à nos diagrammes, et en particulier à celui de la Matricaire (fig. 26), il est clair que les deux premiers types de M. Van Tieghem ne sont que deux variétés du même, puisqu'ils se trouvent réunis, soit sur les deux gemmaires d'un même bourgeon, soit sur des faisceaux du même ordre (gemmaire droit, gemmaire gauche), selon le développement de la tige et l'élongation des traces foliaires dans la région considérée. Il est clair aussi que c'est le premier cas qui reste typique et que le deuxième s'y ramène, puisque la trace complexe se réduit à un seul faisceau de chaque côté, au point d'insertion (fig. 25). La trace gemmaire se comporte comme la trace foliaire; comme celle-ci, elle est déterminée par la disposition générale des faisceaux et par l'espace resté libre entre eux. Si l'espace est très large, les divers faisceaux du bourgeon pénètrent dans le cylindre central et se réunissent entre eux plus ou moins bas. Parfois, ils ne sont tous concentrés en une seule paire qu'au bout de plusieurs entre-nœuds, dont le nombre varie d'ailleurs, non seulement suivant les plantes, mais suivant les régions. Si l'espace se rétrécit, la trace diminue et peut même disparaître totalement.

Les autres types semblaient plus distincts. Dans les Composées, on les rencontre avec les précédents sur la même tige. Le troisième cas de M. Van Tieghem est celui dans lequel l'insertion des faisceaux de la branche s'opère directement sur les faisceaux de la feuille mère : « L'insertion

est donc extérieure au cercle libéro-ligneux de la tige ; la moelle de la branche ne communique avec celle de la tige qu'à travers les rayons médullaires. » M. Le Monnier fait observer que, outre cette absence de communication, il y a un autre caractère à relever dans les plantes où ce mode d'insertion a été signalé (Ombellifères, Araliacées), à savoir que l'insertion, au lieu d'être latérale, est périphérique. Notons d'abord que ces deux caractères ne coexistent pas forcément, car nous avons trouvé l'insertion sur le faisceau foliaire chez le *Bellis* qui, au reste, se rapproche totalement du type ordinaire. D'autre part, le *Petasites officinalis*, etc., qui présentent l'insertion périphérique, raccordent leurs faisceaux gemmaires *uniquement* sur ceux de la tige. Afin d'avoir un point de comparaison, commençons par décrire les cas les plus simples.

Premier cas. — GEMMAIRES INDÉPENDANTS.

Senecio vulgaris. — Dans une portion quelconque, chaque feuille reçoit de la tige trois faisceaux. Les latéraux sont séparés du médian par un seul caulinaire. Comme c'est un cas fréquent, les latéraux cheminent plus longtemps que le médian dans l'écorce. Les faisceaux du bourgeon, réduits à deux, s'insèrent sur les deux faisceaux interposés aux trois foliaires. Les caulinaires se placent obliquement, afin de présenter aux gemmaires une face radiale comme lieu d'insertion.

A ce type très simple se rattachent *Artemisia glacialis*, *A. spicata*, *A. mutellina*, *A. Dracunculus*, *Leontopodium alpinum*, *Leucanthemum*, *Matricaria*, *Pyrethrum* ; *Barnadesia rosea* ; *Hieracium Pilosella* ; *Centaurea*, etc., avec

possibilité d'un allongement de la trace tel que nous l'avons décrit au chapitre IV.

Artemisia Absinthium. — Le type d'insertion ne diffère pas du précédent si ce n'est dans les pédicelles sur lesquels nous aurons à revenir. Nous le décrivons parce que les feuilles reçoivent un nombre variable de faisceaux dans les différentes régions, afin de montrer que le type d'insertion n'est pas influencé par ce caractère.

Tige végétative étudiée sur une jeune pousse. — Les faisceaux latéraux, au nombre de 6-8, pénètrent brusquement dans l'écorce. L'endoderme reprend ses caractères et sa situation immédiatement au-dessous comme au-dessus de cette pénétration. — Le faisceau médian chemine lentement. A peine fait-il une légère saillie vers l'écorce que des pointes parenchymateuses correspondant à la face interne de l'écorce contournent le faisceau et se rejoignent sur sa face ventrale ; en sorte que le faisceau, tout en occupant encore le niveau des faisceaux du cylindre central, est en dehors de l'endoderme. Le faisceau foliaire médian détermine donc un retrait dans la périphérie du cylindre central. Plus haut, le faisceau médian accélère sa progression vers l'écorce et l'invagination parenchymateuse se redresse. Les faisceaux du cylindre central bordant l'espace qu'occupait le faisceau médian reçoivent chacun un gemmaire qui cheminait dans le cul-de-sac résultant de ce redressement. En remontant, on voit que ces faisceaux entraînés par le redressement rapide de l'invagination corticale se placent de façon à s'opposer leurs bois, ce qui est effectué lorsque le fond de l'invagination est redevenu plan. A ce niveau l'endoderme s'insinue en arrière de ces deux nouveaux fais-

ceux qui sont ceux du bourgeon, de manière à isoler ce groupe comme il avait isolé les faisceaux foliaires. Sur les parties plus jeunes de la même tige, les mêmes phénomènes se succèdent plus rapidement.

Petasites officinalis. Hampe florale. — Les feuilles sont de minces écailles portant à leur aisselle un pédicelle surmonté d'une calathide. Elles s'insèrent par un faisceau médian et deux latéraux fort grêles réduits à quelques éléments. Dans le genre voisin Tussilago, l'écaille est encore plus réduite, unifasciculée, et le bourgeon ne se développe pas, tout le développement se condensant au sommet. Ici les foliaires latéraux s'insèrent à la façon ordinaire sans laisser aucune trace non plus que les gemmaires.

Doronicum caucasicum. — Ce type se distingue des précédents en ce que la trace gemmaire s'étale dans la tige ; les coupes faites au voisinage du nœud donnent l'illusion d'un cylindre central qui s'étrangle pour isoler une de ses portions au profit du bourgeon. En réalité, voici ce qui se passe. Grâce à l'obliquité très faible du médian, le cylindre se dilate peu à peu de bas en haut, de telle sorte qu'au nœud tous les faisceaux gemmaires peuvent y trouver place, et y conserver en s'étalant les rapports réciproques qu'ils possèdent dans le bourgeon lui-même. A mesure qu'on descend, le faisceau foliaire médian se rapproche du cylindre, et l'espace se trouvant rétréci, les faisceaux gemmaires se réunissent successivement de part et d'autre à partir du médian. Au nœud l'espace qui les loge est très réduit, puisque le cylindre est dilaté en un autre point par les faisceaux du bourgeon inférieur. A partir de là tous les gemmaires sont condensés de chaque côté en un seul qui

parcourt encore un entre-nœud pour venir s'insérer comme dans le cas précédent sur les faisceaux caulinaires avoisinant l'espace qu'occupait le foliaire médian. La feuille axillante a 3 faisceaux.

Cette disposition se trouve dans les gros bourgeons qui naissent au collet, région où la tige s'élargit et possède un abondant parenchyme. Il en est de même sur la tige aérienne, en ce qui concerne les gros pédoncules latéraux. Mais la plupart des bourgeons de la tige florale se développent peu. Leur paire de faisceaux ne se ramifie qu'après leur sortie du cylindre central. De plus leur insertion se faisant au nœud même ne laisse pas de trace.

Dans les pédoncules latéraux des Liguliflores (*Hypochæris radicata*) qui atteignent le diamètre de la tige qui les porte, la trace gemmaire, sur une coupe pratiquée au sommet de l'entre-nœud est aussi volumineuse que le reste du cylindre. Pourtant l'insertion est encore la même. Ces énormes rameaux se développent à l'aisselle d'une feuille écailleuse unifasciculée.

Dans le *Cirsium acaule*, var. *caulescens*, où l'écorce est large, et où les foliaires latéraux parcourent 3-5 entre-nœuds dans l'écorce même sur la tige aérienne, la trace gemmaire prend si bien l'allure d'une portion du cercle normal qu'elle émet déjà des foliaires latéraux avant de s'être isolée du cylindre central. Pour le reste, l'aspect concorde avec celui du *Doronic*.

Feuilles verticillées. — Dans la disposition verticillée, il se développe des faisceaux à l'aisselle de chaque feuille. Chacun d'eux nous offre les mêmes types que dans la disposition unispiralée. Tantôt la trace est nulle, tantôt chaque

trace présente une complication analogue à celle du Doronic (*Arnica montana*).

Dans le *Silphium perfoliatum* (tiges végétatives aériennes) les traces des deux bourgeons opposés occupent toute la longueur d'un entrenœud. Les faisceaux gemmaires se ramifient dans cet espace, de manière à constituer le cylindre central du rameau avec tous ses faisceaux disposés normalement lorsque le bourgeon s'échappe. Il est aisé de distinguer ces faisceaux de la trace gemmaire de ceux de la tige : ils n'émettent pas de foliaires, et ils restent plus petits que ceux de la tige principale.

Deuxième cas. — GEMMAIRES ET FOLIAIRE CONCRESCENTS.

Parfois le sinus déterminé par le départ d'un foliaire est suffisant pour que le bourgeon apparaisse. Et pourtant ce sinus axillaire ne grandit pas assez pour que les faisceaux gemmaires et foliaire puissent y pénétrer isolément. Il en résulte un rapprochement forcé avec soudure plus ou moins complète des gemmaires et du foliaire. Ce cas se relie évidemment au premier et constitue l'extrême opposé à celui que nous présentent les pédoncules de Doronic. Nous allons voir que, malgré cette coalescence, l'insertion définitive est la même.

Bellis perennis. Stolon. — Si nous descendons à partir du point où un bourgeon bien constitué vient de s'isoler, nous voyons bientôt son cylindre central pénétrer dans la large écorce commune à ce niveau à la feuille et à la tige. Le foliaire médian parcourt 3 entre-nœuds depuis le point où il pénètre dans l'écorce jusqu'à celui où il est parvenu au niveau des faisceaux du cercle normal. Sa sortie est

donc très lente. Elle l'est d'autant plus que l'écartement se fait brusquement dans la partie supérieure du dernier entre-nœud où seulement le faisceau devient tout à fait distinct du cylindre central. Le faisceau foliaire médian fait donc avec le cylindre central un angle obtus dans sa partie supérieure, très aigu dans les $2\frac{1}{2}$ entre-nœuds suivants. A la jonction de ces deux régions, les faisceaux gemmaires se trouvent amenés au contact du foliaire ; et par suite l'endoderme, au lieu de se différencier en deux cylindres distincts, comme il le faisait plus haut, englobe les deux systèmes dans une gaine plissée commune. Ce fait a une autre conséquence. La trace gemmaire coalescente à un faisceau foliaire va prendre, suivant une règle générale de symétrie, les propriétés du membre qu'elle traverse. Ses faisceaux réunis en un seul groupe de chaque côté, tournent sur eux-mêmes de manière à incliner leur bois vers le cylindre central de la tige. D'abord cette inclinaison est peu marquée. Bientôt elle s'accroît ; et comme d'une part le sinus où sont logés les faisceaux foliaire médian et gemmaires se rétrécit toujours ; comme d'autre part le cylindre central de la tige axillante est encore bridé à ce niveau par l'endoderme à plissements : les faisceaux gemmaires s'accrochent latéralement au foliaire ; et une série de coupes montre si intime leur fusion, qu'il est impossible de délimiter les domaines de chacun. Dès le point où les gemmaires commencent à prendre l'orientation caulinaire, l'assise à plissements disparaît sur la face ventrale du groupe qu'ils forment avec le foliaire médian.

Dès que le système est arrivé trop près du cylindre central pour que l'endoderme puisse s'insinuer entre eux, l'endoderme englobe à la fois le cylindre central et le système gemmo-foliaire. Par ce fait même, les faisceaux gemmaires,

de nouveau au large, redeviennent indépendants et vont s'insérer selon le mode habituel sur les faisceaux les plus voisins de la tige, tandis que la feuille continue à laisser une trace dans le cylindre central.

Ainsi, il y a communication entre la moelle du bourgeon et celle de la tige au lieu d'insertion; jamais il ne peut y avoir abouchement des moelles à travers les rayons médullaires, puisque l'assise à plissements limite l'une et l'autre, ou tout au moins celle du cylindre central.

Dans l'examen de faits de cette nature, il ne faut pas oublier que l'organisation des vaisseaux progresse de haut en bas; et que, si le bourgeon est jeune, elle peut s'arrêter dans la zone conrescente. Même alors on voit déjà le liber plus précoce, ou tout au moins les cordons procambiaux représenter les racines gemmaires entre le foliaire et les points d'insertion sur les caulinares.

Cette conrescence du faisceau foliaire médian et des gemmaires est en rapport avec la largeur de l'écorce qui détermine la faible inclinaison et le long trajet du faisceau axillant.

Arnica montana. Bourgeons peu développés du rhizome et de la base de la tige. — Dans leur trajet à travers l'écorce, les gemmaires se rapprochent du médian et s'entourent d'une gaine endodermique commune munie de cadres d'épaississements, au moins dans le rhizome. Mais la fusion n'est pas aussi intime. Les gemmaires constituent les deux tiers internes d'un cercle fermé sur la face dorsale par le faisceau foliaire. Les gaines endodermiques s'individualisent sous le nœud d'où se détache la feuille, et se réunissent inférieurement à la gaine du cylindre central.

Sur la même plante, l'insertion des rameaux floraux se

fait largement et la trace gemmaire peut dépasser la longueur d'un entre-nœud.

Troisième cas. — TOUS LES GEMMAIRES D'UN VERTICILLE
CONCRESCENTS ENTRE EUX. — BOURGEONS AGRÉGÉS.

Nardosmia fragrans (Petasites fragrans). Rhizome. — Nous avons vu au précédent chapitre comment la disposition verticillée des feuilles retourne à la disposition latérale par coalescence des feuilles élémentaires quand l'une d'elles prend un développement prédominant. Dans ce cas, les nervures médianes, sauf une, deviennent nervures latérales de la feuille agrégée. Les bourgeons se comportent tout comme les feuilles.

On sait que, si le départ des faisceaux médians de feuilles constitue une des conditions les plus favorables à la naissance des bourgeons, cette naissance ne s'y produit pas constamment, et ne s'y produit pas exclusivement. Rien donc d'étonnant à ce que les faisceaux de feuilles agrégées, par suite de leurs connexions anormales, se comportent très diversement. Ayant pris les rapports habituels aux faisceaux latéraux, les faisceaux des feuilles latérales, quoique médians par leur nature morphologique, peuvent rester stériles (Lappa). Mais réciproquement, et en raison de l'homologie des faisceaux médians et latéraux sur laquelle nous avons insisté précédemment, ce complexe où il y a plusieurs médians et plusieurs latéraux, tous liés au développement d'un médian d'ordre supérieur pourra posséder des bourgeons à l'aisselle des uns et des autres si les conditions générales s'y prêtent. C'est ce qui a lieu dans le rhizome de *Nardosmia fragrans*. Chaque faisceau foliaire porte à son aisselle un petit bourgeon qui s'insère sur les deux caulinaires voisins.

Néanmoins ces petits bourgeons de même que leurs faisceaux axillants sont inégaux. Celui du médian primitif est très volumineux. La paire la plus voisine est grêle, la suivante large ; celle d'après l'est un peu moins ; la dernière paire de faisceaux foliaires, très réduite, est dépourvue de bourgeons. Entre ces deux petits faisceaux on voit le médian de la feuille supérieure qui soulève légèrement l'endoderme et ne s'isolera qu'à l'entre-nœud suivant. Ainsi, la coupe présente 6 foliaires principaux, dont 5 sont isolés dans l'écorce, et 4 foliaires très petits. Les premiers sont équivalents des médians, les autres des latéraux des feuilles à 3 faisceaux.

Si nous faisons d'abord abstraction des 4 petits faisceaux, la figure ressemble entièrement à celle du *Tanacetum vulgare* : les médians secondaires étant devenus latéraux par rapport au médian principal. Médians, ils ont aussi leurs latéraux qui sont les petits faisceaux : plusieurs ont avorté faute de place.

Nous avons dans un même entre-nœud sept bourgeons isolés dans l'écorce. Distincts par leur origine et isolés primitivement, ces bourgeons ont leur évolution liée à celle de l'un d'entre eux, plus volumineux dès l'origine, et situé à l'aisselle du faisceau foliaire principal, c'est-à-dire au point vers lequel se concentre toute l'activité de la région. Les bourgeons entraînés par leurs faisceaux foliaires axillants, se comporteront identiquement comme les feuilles et deviendront concrescents en un bourgeon agrégé qui s'échappera à l'aisselle de la feuille agrégée.

Nous allons exposer les faits sur lesquels repose cette assertion.

Prenons comme point de départ une coupe située à une petite

distance du sommet de l'entre-nœud. Chaque bourgeon est disposé comme dans le rhizome d'*Arnica* (fig. 36), c'est-à-dire que chaque groupe de faisceaux gemmaires forme un cercle complété par le faisceau foliaire et entouré d'une gaine endodermique plissée. Seulement les bourgeons sont inégaux et forment un ensemble qui déjà n'a de symétrie que par rapport à un plan passant par le milieu du plus volumineux d'entre eux, et qui n'est autre que le plan de symétrie de la feuille. L'écorce d'ailleurs est large, comme dans *Arnica* et

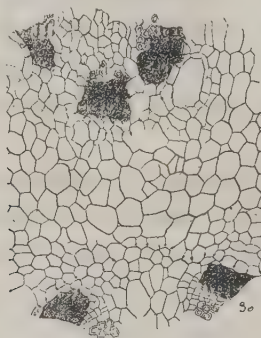


FIGURE 36. — Rhizome de *Nardosmia fragrans*.

Coupe pratiquée un peu au-dessus du point où l'endoderme de la tige *ec* conflue avec l'endoderme gemmo-foliaire *eg*.

Bellis. Suivons en descendant la série des coupes ; nous voyons d'abord la gaine endodermique du principal groupe se rapprocher du cylindre central, et s'insérer sur l'assise à plissements de ce dernier, en sorte que la moelle du principal bourgeon s'abouche largement avec celle de la tige. Les faisceaux gemmaires s'écartent de part et d'autre, et, à mesure qu'ils descendent, tournent sur eux-mêmes pour prendre l'orientation des faisceaux du cylindre caulinaire, dont le bourgeon n'est plus à ce niveau qu'un diverticulum ; ils se réunissent en deux groupes, et finissent par s'insérer latéralement sur les faisceaux qui bordent le détroit. Ce bourgeon pris isolément, s'insère donc conformément à la loi générale. Au-dessous de cette insertion, les autres groupes se sont de même rapprochés successivement du cylindre central suivant leur éloignement du faisceau médian, si ce n'est les deux petits qui avoisinent le médian, et qui en leur qualité de latéraux pénétreront un peu

plus bas. De la rapidité variable de cette pénétration il résulte que le sinus qui se trouve entre le départ du faisceau et le cylindre est plus ou moins ouvert. Ces différences en entraînent d'équivalentes dans la puissance des faisceaux gemmaires qui peuvent se raccorder au cylindre central ; aussi à l'aisselle de la plupart des faisceaux latéraux, un seul gemmaire s'insère-t-il sur la tige : ce sont des demi-bourgeons ; et les extrêmes n'ont plus du tout de bourgeons.

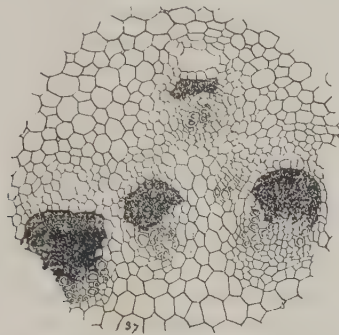


FIGURE 37. — Rhizome de *Nardosmia fragrans*.

Raccord d'un gemmaire de bourgeon latéral avec un caulinaire à l'aisselle d'un faisceau foliaire.

Chaque faisceau s'insère ici conformément à la règle générale ; et la moelle du bourgeon communique largement avec celle de la tige (fig. 37).

De leur naissance qui est déjà sous la dépendance du groupe prépondérant, il résulte que la plupart de ces bourgeons sont d'autant plus rudimentaires qu'ils sont plus éloignés de ce centre d'activité, abstraction faite des deux petits latéraux qui avoisinent la nervure médiane. Ceux-ci bénéficiant aussi des avantages de la région où ils se trouvent possèdent des bourgeons ; mais ces derniers, qui ne se développent qu'accidentellement à l'aisselle de faisceaux latéraux, restent rudimentaires.

Revenons à notre point de départ ; et, remontant la série des coupes, nous assisterons à la formation du bourgeon agrégé aux dépens de ces bourgeons élémentaires. Dans toute la région que nous venons de considérer, l'influence de la feuille dirigeante était réduite à son minimum ; et nous y avons saisi les caractères essentiels, *personnels* des bourgeons. Dans le voisinage du nœud ils sont

soumis à une influence étrangère qui modifie totalement leur destinée. Voici ce qui se passe. Tous les faisceaux, dans le limbe de la feuille, sont entraînés vers le médian principal: l'obliquité qui en résulte retentit sur leurs insertions. Les groupes de faisceaux foliaires et gemmaires obéissent donc à une double attraction; celle qui leur est naturelle et qui les fait incliner vers la périphérie, et celle qui les fait converger vers le médian. Celle-ci est la plus forte. Les faisceaux foliaires s'écartent des groupes gemmaires situés à leur aisselle, et s'en isolent par étranglement de la gaine endodermique. Cet isolement progresse régulièrement du médian aux extrêmes. La feuille engainante ne tarde pas à se détacher, entraînant ainsi tous les faisceaux foliaires séparés de leurs bourgeons. Les groupes de faisceaux gemmaires continuent à s'incliner vers le bourgeon principal. Les plus voisins sont d'abord seuls sensiblement influencés et viennent bientôt s'unir à lui; les gaines endodermiques se fusionnent comme elles s'étaient bifurquées à deux reprises précédemment pour isoler le groupe gemmo-foliaire à l'égard du cylindre central, puis les deux composants de ce groupe entre eux. Tous les autres groupes gemmaires viennent successivement s'unir aux flancs du principal, le renforcent et en font un bourgeon agrégé. Remarquons que ce médian était auparavant déjà caractérisé comme bourgeon et complet par lui-même. Il émet, en effet, des faisceaux foliaires au-dessous du point où la deuxième paire se raccorde, et avant que celle-ci ait commencé à progresser vers lui.

En définitive nous avons un seul bourgeon comme nous avons une seule feuille; mais ce bourgeon résulte de la soudure de plusieurs autres qui ont eu d'abord une existence indépendante pendant laquelle ils se comportaient comme des bourgeons du type ordinaire. Par l'intermédiaire de ceux-ci, l'insertion vasculaire du complexe se ramène donc au cas général. C'est à la base seulement qu'il y a une communication entre les moelles des deux tiges; mais elle existe toujours. Elle s'élargit même avec la croissance du rameau, mais sans remonter au-dessus du niveau d'insertion. Cette plante nous a offert une condescence marquée des faisceaux gemmaires et foliaires, et de plus condescence des gem-

maires entre eux. Ces deux phénomènes sont liés à l'épaisseur de l'écorce. — Dans la tige aérienne où cette condition n'est pas remplie (l'écorce de la hampe florale est, en effet, très réduite), les groupes gemmaires pénètrent immédiatement dans le cylindre central, et les feuilles élémentaires aussi bien que les bourgeons élémentaires restent distinctes. Nous avons mentionné l'insertion de ces bourgeons (dans le *Petasites officinalis*, p. 153). Nous n'y reviendrons pas ; nous rappelons ce fait pour montrer que le bourgeon à insertion périphérique est bien un bourgeon agrégé, c'est-à-dire l'équivalent d'une réunion de bourgeons latéraux ordinaires, et que ces deux types peuvent se trouver sur la même plante.

L'anatomie comparée rendra cette conclusion plus évidente. Plusieurs Composées (*Petasites officinalis*, etc.) offrent identiquement le même type que le *Nardosmia*. Mais exceptionnel dans cette vaste famille, il est habituel dans les Ombellifères et les Araliacées. Comme les descriptions succinctes données de ces plantes ne concordent pas de tous points avec ce que nous avons indiqué, nous avons examiné plusieurs Ombellifères (*Heracleum*, *Peucedanum*, etc.), et nous sommes convaincu que tout s'y passe comme chez le *Nardosmia*. La concrétion entre faisceaux foliaires et gemmaires est peut-être parfois plus intime. D'après les observations de M. Le Moignier, elle atteint dans quelques cas un degré comparable à celui du *Bellis*. Mais dans les divers exemplaires que j'ai examinés, les bourgeons élémentaires s'inséraient conformément à la règle et les moelles communiquaient largement à ce niveau. En tous cas elles ne communiquaient par les rayons médullaires pas plus que chez les Composées et pour le même motif.

Ce qui rend les Ombellifères surtout intéressantes, c'est le retour du type périphérique au type verticillé et au type

latéral simple. Ce fait est évident dans les tiges florales. A la base de certaines inflorescences naissent deux rameaux volumineux insérés à l'aisselle de deux feuilles réduites. Par leur insertion ces deux rameaux sont l'équivalent d'un seul rameau développé à l'aisselle d'une feuille embrassante. L'ombelle résulte de la désagrégation complète des éléments gemmaires d'un ou de plusieurs verticilles très rapprochés. Les rayons de l'ombelle, ou les rayons du premier cycle quand il y en a plusieurs, sont superposés aux côtes de la tige comme les bourgeons élémentaires dont ils sont les équivalents. Mais, restant indépendants, ils reprennent leurs propriétés essentielles et sont sensiblement égaux. L'involucre ou chaque cycle de l'involucre équivaut aussi à une feuille embrassante (1).

Nous ne pouvons insister davantage sur ces faits qui ne se rattachent qu'indirectement à notre sujet. Nous les avons mentionnés parce qu'ils éclairent quelques points de l'anatomie des Composées. Nous leur donnerons toute l'extension nécessaire dans un travail spécial sur les inflorescences. L'étude de ces formations, entièrement négligée jusqu'ici comme échappant à toutes les lois de l'anatomie, est le complément nécessaire de l'étude des rameaux. Nous pensons prouver que toutes les inflorescences se développent suivant les mêmes règles que les rameaux ordinaires; car tout est régulier dans la nature; et si quelque phénomène semble se soustraire à une loi, de deux choses l'une: ou le phénomène a été mal compris, ou la loi est fausse.

(1) On rencontre (*Conium*) des bourgeons désagregés à l'aisselle d'une feuille ordinaire qui reste embrassante.

Quatrième cas. — CONCRESCENCE PERMANENTE DU BOURGEON
ET DE LA FEUILLE.

Arctium lanuginosum (Berardia subacaulis). — Dans les Petasites, Nardosmia, les bourgeons agrégés n'existent que sur le rhizome, à l'aisselle de feuilles réduites à des écailles. Les faisceaux gemmaires y ont la même puissance que les foliaires. Dans l'*Arctium lanuginosum*, des bourgeons de même nature se développent sur la tige florale à l'aisselle de feuilles volumineuses. Ces feuilles reçoivent un nombre de faisceaux supérieur à sept. Ces groupes gemmaires, dont quelques-uns sont rudimentaires, s'insèrent comme ceux des Petasites, à l'aisselle de feuilles volumineuses. Ces feuilles reçoivent un nombre de faisceaux supérieur à sept. Ces groupes gemmaires, dont quelques-uns sont rudimentaires, s'insèrent comme ceux des Petasites, à l'aisselle des foliaires, sur les caulinaires voisins, et deviennent concrets à ceux de la feuille. L'évolution des foliaires étant de beaucoup prédominante, les gemmaires, au lieu de s'individualiser, sont entraînés dans la feuille dont ils compliquent la coupe, faciles toutefois à distinguer par leur petite taille, et pendant un certain temps par leur orientation. Celle-ci d'ailleurs est bientôt troublée par l'action prédominante du membre qu'ils parcourent. Les feuilles qui possèdent de tels faisceaux n'ont pas d'autre bourgeon.

Il n'est pas impossible que, dans certains cas, des faisceaux gemmaires restent de même enfouis au sein de la tige mère. Nous n'en connaissons pas d'exemple chez les Composées. Le cas de l'*Arctium* peut mettre sur la voie de la véritable valeur anatomique de certains faisceaux dits surnuméraires.

Dans tous les cas envisagés jusqu'ici, les bourgeons s'in-

séaient de la même façon ; mais il y avait des variantes dans les relations des faisceaux gemmaires entre eux ou avec les faisceaux foliaires.

ANOMALIES.

Lactuca virosa. — La feuille reçoit 3 faisceaux. Chacun d'eux était accompagné d'un faisceau purement libérien accolé à sa face ventrale. Celui-ci est entraîné par le faisceau qui se rend à la feuille, mais ne sort pas avec lui. Les faisceaux satellites des faisceaux foliaires latéraux s'arrêtent dans le cercle libérien externe du cylindre central. Celui du faisceau médian contribue à constituer le bourgeon avec deux gemmaires à insertion normale. Le satellite du faisceau médian se divise d'abord en quatre masses qui s'écartent également. Puis chaque masse se subdivise, et les nombreux petits faisceaux libériens qui en résultent forment un cercle incomplet qui tapisse la plus grande partie de l'espace circonscrit par le médian en dehors, et latéralement par les gemmaires. Petit à petit, cet arc libérien s'éloigne du faisceau médian foliaire, et quitte le bourgeon pour se placer à la limite des cylindres gemmaire et caulinaire. Plus haut encore, au point où le cylindre du bourgeon s'isole, l'arc libérien issu du satellite du faisceau médian se clive tangentiellement en 3 segments : l'externe reste dans le cercle libérien du bourgeon, cercle externe puisque les faisceaux médullaires apparaissent plus tard, le moyen dans le cercle externe de la tige, le troisième peu considérable reprend place dans le cercle médullaire.

Artemisia Cina. — Pédicelles floraux. — Ces pédicelles très grêles (1/3 mm. de diamètre) se trouvent mélangés en

grand nombre aux capitules du Semen-contra d'Alep. Cette tige porte parfois deux calathides superposées. Dans l'entre-nœud qui précède la calathide inférieure, le système conducteur est réduit à 4 faisceaux. L'un d'eux est le foliaire unique du nœud suivant. La feuille à laquelle il se rend est une simple écaille uninerviée. Les deux faisceaux contigus reçoivent les deux gemmaires qui descendent du même nœud, et qui, venant d'un pédicelle floral, sont aussi volumineux que ceux sur lesquels ils s'insèrent latéralement. Il en résulte qu'au niveau de leur insertion le cylindre central offre sur une coupe 1° le foliaire, 2° en face de lui un autre faisceau assez petit auquel s'est soudé latéralement un foliaire, descendant soit de la calathide terminale, soit d'un nœud supérieur, 3° entre eux : les deux caulinaires et les deux traces gemmaires aussi puissantes qu'eux. On croirait avoir affaire à une bifurcation, à une dichotomie vraie du cylindre central. La série des coupes montre que c'est une insertion de bourgeon axillaire du type général. En remontant, on voit en effet le foliaire s'isoler dans la feuille où il se ramifie ; plus haut le cylindre central est refermé, et l'on a les coupes de la tige et du rameau juxtaposées ; celle du bourgeon se trouve entre la première et l'écaille : le bourgeon est nettement de seconde génération par rapport au pédicelle principal. Le faisceau foliaire destiné au deuxième entre-nœud se détache complètement, mais reste grêle.

Un nouveau faisceau, issu d'un volumineux gemmaire un peu au-dessus de son raccord, a été abandonné dans la tige principale. Orienté à son origine de façon à présenter son bois vers le plan de symétrie de la feuille axillante, il tourne sur lui-même aussitôt après le départ de son générateur et prend l'orientation que lui assigne sa place dans la tige principale. Cette ramification du gemmaire, faisceau de

troisième génération par conséquent, est un foliaire issu du n° 2, mais concrescent à la tige n° 1, et qui s'en échappera au milieu de l'entre-nœud avec la même orientation que s'il appartenait à cette tige. Le départ de cette feuille n° 3 détermine la naissance d'un rameau floral dont les gemmaires s'insèrent sur la tige n° 1. Cela montre bien qu'il n'y a aucun lien anatomique direct entre la tige et la feuille axillante.

Il est bon de remarquer que l'orientation du faisceau foliaire, à son point d'émergence, n'indiquait pas l'origine de ce faisceau. Cela s'explique aisément puisqu'il était né, non du bourgeon constitué, mais de la trace gemmaire, à un niveau où son orientation était modifiée par la tige. Aussi n'est-il pas surprenant que la concrescence avec la tige ait transformé cette orientation indifférente pour la rendre conforme à l'orientation des appendices de cette tige.

Dans les cas où la tige ne s'épuise pas au nœud suivant dans la calathide terminale, une nouvelle feuille apparaît, et c'est à elle qu'appartient le faisceau que nous avons vu, deux entre-nœuds plus bas, se détacher d'un des caulinaires.

Cette structure montre que, dans les tiges très réduites et qui donnent insertion aux fleurs, la régularité habituelle de l'insertion des appendices est considérablement troublée.

Artemisia Absinthium. (Tige florale) — De ce cas où deux bourgeons se superposent, il n'y a qu'un pas à celui de l'Absinthe où un second bourgeon naît à l'aisselle même de la feuille mère du premier. Dans la tige florale la feuille reçoit 3 faisceaux. Le cylindre central, fortement lignifié présente en coupe la forme d'un pentagone. Le faisceau médian de la feuille est un de ceux qui forment les sommets de la figure. Deux autres faisceaux, placés aux angles les

plus voisins et foliaires médians de nœuds plus élevés s'avangent légèrement vers l'écorce, et reçoivent chacun, du côté du faisceau médian, un petit faisceau qui s'isole rapidement dans l'écorce et qui deviendra un latéral de la feuille. Aussitôt après, le faisceau caulinaire qui l'a reçu reprend sa situation normale. Le détroit laissé par le départ du faisceau latéral est trop petit pour entraîner d'autres modifications.



FIGURE 38. — Tige florale d'*Artemisia Absinthium*.

Deux générations de bourgeons à l'aisselle d'une feuille.

Les faisceaux gemmaires ont une trace multiple. A un niveau où la moelle du bourgeon est encore en pleine communication avec celle de la tige principale, deux gemmaires descendent d'un bourgeon situé entre le premier bourgeon et la feuille, et se raccordent avec deux faisceaux du premier bourgeon : en sorte qu'une coupe fait voir à un certain niveau trois cylindres centraux dont les moelles communiquent largement (fig. 38). Quoique inséré à un niveau plus élevé, ce nouveau bourgeon s'isole complètement au-dessous

du point où le premier devient indépendant à l'égard de la tige.

Par quel mécanisme s'est produit ce bourgeon surnuméraire? Le foliaire médian ayant une course très lente à travers l'écorce et une obliquité peu marquée, la base de la feuille ne s'est pas encore détachée de la tige au niveau où le premier bourgeon est déjà constitué. Les faisceaux externes du bourgeon se trouvent à l'égard du faisceau médian de la feuille dans les mêmes conditions que ceux de la tige à l'origine du premier bourgeon. Aussi se comportent-ils de même, et un second bourgeon se constitue entre le premier et la feuille-mère de celui-ci. Celui-ci s'isole rapidement, et la feuille se détache au même niveau, portant à son aisselle deux tiges dont chacune se charge de calathides.

La valeur anatomique d'un tel bourgeon n'est pas simple à établir. Né à l'aisselle d'une feuille de la tige n° 1, il raccorde ses faisceaux à ceux de la tige n° 2. Est-il de la même génération que ce dernier, ou en est-il l'appendice et le représentant d'une troisième génération? Le cas de l'*Artemisia Cina*, que celui-ci complète, tranche la question en faveur de la seconde hypothèse. Par suite de connexions spéciales, ce bourgeon a pu se développer avant la naissance d'une feuille axillante, et celle-ci n'a pas trouvé de place pour se former. Ces deux bourgeons de génération différente, nés à l'aisselle d'une même feuille, rappellent les préfeuilles qui se développent à l'aisselle d'autres feuilles par avortement du rameau qui les porte. Ce premier rameau, naissant dans des conditions toutes différentes de ceux qui suivent, pourrait être désigné, pour marquer cette analogie, sous le nom de prégemme.

Ainsi, dans l'*Artemisia Cina*, une feuille axillante est d'une génération plus jeune que le rameau axillaire; dans l'Arte-

misia Absinthium, un rameau est d'une génération plus jeune que sa feuille axillaire. Ces deux cas prouvent également que, si le départ d'une feuille réalise une condition favorable à l'insertion d'un bourgeon, il n'y a pas de connexion anatomique nécessaire entre telle feuille en particulier et tel bourgeon. L'histoire de la calathide est plus démonstrative encore.

CALATHIDE.

L'insertion des fleurons sur le réceptacle est un cas particulier de l'insertion des bourgeons, mais un cas complexe.

La calathide, véritable fleur composée par ses caractères extérieurs, l'est plus nettement encore par sa structure intime. Tous les bourgeons floraux destinés aux fleurons, forment, par leur origine, un ensemble que l'on peut considérer comme un bourgeon agrégé dont les divers éléments s'isolent en haut.

La calathide se compose de feuilles sans bourgeon (péricline), et de bourgeons sans feuilles axillantes (fleurons). La paillette semble, en effet, quand elle existe, la préfeuille du bourgeon flosculeux.

Pour fixer les idées, prenons une calathide de développement moyen, à réceptacle charnu et peu allongé, à fleurons nombreux, à écailles du péricline multiples, et examinons-la un peu avant l'anthèse. Le *Cirsium acaule* var. caulescens nous servira de type.

A la base de la calathide, la coupe rappelle absolument celle de la tige aérienne à la partie inférieure d'un entrenœud. Les faisceaux de plusieurs écailles sont simultanément isolés dans l'écorce et forment autour du cylindre central un cercle presque complet. Un peu plus haut, de

nouveaux cercles se forment parce que les entre-nœuds sont excessivement raccourcis, et qu'un même faisceau en parcourt un grand nombre dans l'écorce. Par suite de leur nombre énorme, de la lenteur relative et de la simultanéité de leur sortie, tous ces faisceaux se font équilibre, et aucun d'eux ne forme avec l'axe un sinus assez large pour donner insertion à un bourgeon. Les faisceaux qui coexistent dans l'écorce, s'unissent par de nombreuses anastomoses, en sorte qu'il se constitue un réseau foliifère continu dans toute la périphérie. A ce réseau aboutissent toutes les insertions des écailles. Lui-même se continue inférieurement par un certain nombre de racines qui constituent autant de traces de feuilles élémentaires qui s'insèrent sur les sympodes caulinaires après un trajet plus ou moins long. A mesure qu'on s'élève, ce trajet diminue, et les anastomoses entre les vaisseaux s'opèrent à une petite distance de leur insertion sur les caulinaires. Les faisceaux devenant de plus en plus nombreux si l'on s'élève davantage, sont entièrement refoulés par le réseau qui remplit l'écorce et s'anastomosent au niveau même du cercle normal : les caulinaires sont ainsi réunis sur quelques coupes par des branches transverses. Les faisceaux foliaires qui naissent plus haut pénètrent dans le seul espace conjonctif qui reste libre. La convexité de leurs branches anastomotiques fait place à une concavité, et le réseau se continue dans la moelle.

Il est bien entendu que l'endoderme n'a pu se différencier dans toute la région de ces insertions accumulées. La moelle s'élargit aussi bien que l'écorce, et le large réceptacle est ainsi constitué.

La propriété gemmigène se trouve transportée comme dans les Lycopodes à cette large surface terminale. La

puissance végétative s'étant affaiblie dans la formation des feuilles, les bourgeons seront petits, mais nombreux; au centre de la rosette de petites feuilles qui constituent la péricline, nous aurons une masse de petits bourgeons, sans qu'aucun de ces bourgeons élémentaires appartienne en propre à l'aisselle d'une feuille de péricline, et que le nombre de celles-ci influe directement sur le nombre de ceux-là. Les bourgeons eux-mêmes sont concrets à leur base aussi bien que les feuilles.

Tous les faisceaux d'un fleuron, à la base même de ce membre, s'unissent par des anastomoses transverses. Du cercle ainsi formé partent des racines qui s'anastomosent entre elles et forment un réseau gemmifère. Ces branches pénètrent dans la moelle, y rencontrent le réseau foliifère et s'unissent à lui. Ces deux réseaux se confondent, et c'est l'ensemble gemmo-foliaire qui vient s'insérer sur les faisceaux caulinaires. Il n'y a plus aucune individualisation des gemmaires entre eux ni à l'égard des foliaires.

Eléments foliaires et gemmaires nombreux, concrets en un membre d'ordre supérieur qui s'insère sur la face terminale d'une tige : voilà la calathide.

Le fleuron est l'équivalent d'un bourgeon élémentaire. La portion caulinare de ce bourgeon, réduite souvent à un plan géométrique, s'épuise immédiatement à donner des verticilles floraux, avec ou sans paillette.

L'anatomie montre donc que *la calathide est un membre unique* mais complexe : une fleur composée.

JONCTION DES FAISCEAUX GEMMAIRES ET CAULINAIRES.

Lorsque le cylindre central est large et les tissus charnus, les faisceaux gemmaires peuvent trouver assez de place

pour s'intercaler aux faisceaux foliaires et caulinaires. Après avoir transformé leur orientation gemmaire tangente à la tige en orientation caulinaire, c'est-à-dire radicale, par un mouvement de spirale tel que le plan de symétrie dans la nouvelle situation fasse un angle dièdre de 90° avec le plan de symétrie primitif, ils cheminent quelque temps dans le cylindre au niveau même du cercle normal, et s'insèrent latéralement (divers *Hieracium*, etc.).

Le plus souvent (*Artemisia*, etc.), au moment où le faisceau foliaire axillant du bourgeon pénètre dans le cylindre central, l'endoderme se bombe extérieurement de manière à constituer un diverticulum comblé imparfaitement par le foliaire. Les faisceaux caulinaires voisins, restant parallèles à l'endoderme, décrivent un mouvement de spirale de façon qu'une de leurs faces radiales se tourne en dehors. Les faisceaux gemmaires diminuent d'autant leur torsion et ne deviennent jamais radiaux, en sorte que l'angle déterminé par les deux positions extrêmes de leur plan de symétrie est inférieur à 90° .

Dans les pédoncules où une grande quantité de faisceaux descendent simultanément des bourgeons, l'insertion est moins régulière. Les faisceaux qui descendent, soit des bourgeons, soit des réseaux formés par la fusion des gemmaires et foliaires de la calathide, se trouvent dans le cylindre central avant d'avoir eu le temps de modifier leur orientation. L'absence de toute différenciation régulatrice de l'endoderme complète la confusion. Dans les pédoncules de *Cinara*, etc., les gemmaires exagèrent l'orientation du bourgeon, et l'angle formé par leur situation au point de jonction avec la situation initiale est supérieur à 90° . L'union se fait d'abord par les libers; et dans une certaine

étendue l'aspect rappelle les faisceaux bicollatéraux à liber moyen.

Ces faisceaux, qui descendent en masse des fleurs, ont d'ailleurs un trajet beaucoup moins fixe que les faisceaux des bourgeons ordinaires; ils cheminent parfois longtemps dans l'écorce ou dans la moelle. On voit de ces petits faisceaux isolés dans la région externe des pédoncules de *Cnicus* où il n'y a plus d'endoderme distinct. Ils descendent des fleurs et ne peuvent pénétrer aussitôt jusqu'au cercle normal. Ces faisceaux tendent à s'annexer comme pièces de raccord tout ce qui les sépare des faisceaux de la tige. Aussi, lorsque l'abouchement ne peut être immédiat, leur course s'effectue à travers les tissus doués de la plus haute activité. Voilà pourquoi ils cheminent surtout longtemps dans le péricycle, région qui, de sa nature, est des plus aptes à se différencier en faisceaux. Dans un certain nombre de Radiées : *Centaurea Scabiosa*, *C. ruthenica*, ils y cheminent un certain temps avec leur orientation gemmaire et semblent constituer des appendices des faisceaux au stérome desquels ils s'accoient, et auxquels ils raccordent plus bas leurs éléments conducteurs.

CONCLUSION.

Un bourgeon simple s'insère latéralement par deux faisceaux qui se raccordent avec les faisceaux caulinaires ou foliaires, bordant un espace laissé libre par le départ d'un faisceau foliaire ou pour toute autre cause

Tantôt cette insertion se fait au nœud, tantôt les deux faisceaux gemmaires laissent dans la tige une trace ramifiée. Ces différences dépendent de la structure de la région et de

la rapidité de l'organisation des tissus au niveau de l'insertion.

Si l'espace de pénétration se rétrécit, les faisceaux gemmaires contractent des relations avec les faisceaux foliaires en dehors du cylindre central. Ils se détachent néanmoins dans plusieurs cas du foliaire en entrant dans le cylindre central et se raccordent comme précédemment. D'autres fois ils se confondent définitivement avec le foliaire, ce qui n'a lieu que dans des bourgeons très réduits (calathide uniflore d'Echinops) et qui ne sont souvent que des parties de bourgeons multiples.

Les bourgeons à insertion périphérique et à insertion transverse sont des bourgeons agrégés dont chaque composant s'insère comme les bourgeons ordinaires. Cette concrescence et le trajet des faisceaux gemmaires, soit à travers l'écorce, soit à travers la moelle, sont déterminés par le grand nombre de bourgeons naissant au même niveau, et par le développement excessif du tissu parenchymateux, soit dans l'écorce (Nardosmia), soit la moelle (calathide multiflore).

Il y a donc un type unique d'insertion vasculaire des bourgeons. Les variétés peuvent toutes coexister sur une même plante. Pourtant les conditions anatomiques des tiges de chaque famille peuvent rendre une variété plus fréquente, générale même, dans les portions correspondantes de la tige, chez toutes les plantes d'un groupe étendu, et par là marquer les affinités.

CHAPITRE VII

Insertion des racines.

Les racines naissent au sein des tissus de la tige. Il en résulte que c'est ici le support qui influe le plus sur la disposition des appendices, tandis que le rapport inverse existait pour l'insertion des tiges latérales et des feuilles. La formation des racines exige donc déjà une structure spéciale de la portion de tige qui leur donne naissance. De plus, lorsqu'elles sont formées, le raccordement de leurs systèmes avec ceux de la tige introduit des modifications secondaires dans les propriétés anatomiques de celle-ci.

CONDITIONS ANATOMIQUES DE LA TIGE NÉCESSAIRES A LA NAISSANCE DES RACINES.

Pour ne pas compliquer la description, nous laisserons d'abord de côté la racine principale née par transformation de la radicule. Le mot racine signifiera donc dans ce qui suit racine latérale.

Toute racine *normale* se forme sur la tige ou sur une autre racine, aux dépens du péricycle. Ce fait est constant chez les Composées. Tout péricycle n'est pas apte à former

des racines. Pour qu'il soit rhizogène, il faut qu'il conserve ses éléments jeunes sans les organiser en vue d'une autre fonction. Il y a par suite des tiges ou portions de tiges à racines, des tiges ou portions de tiges arhizes. Dans les premières, le péricycle possède la même structure que dans la racine, il appartient à la variété rhizogène.

Nous avons vu que le péricycle a de la tendance à former du tissu à membranes épaisses ou des laticifères. La tendance sclérogène est favorisée par certaines conditions de milieux (sécheresse de l'atmosphère, etc.). De là résulte que la propriété rhizogène se conserve surtout dans les tiges souterraines, dans les tiges rampantes, où l'appareil de soutien se développe peu, dans les tiges aquatiques. La nature sclérogène du péricycle éteint donc en lui la qualité rhizogène (1). La propriété galactogène est une conséquence de cette perte de l'activité rhizogène. En sorte que : *lorsque, sur une coupe, nous verrons un tissu scléreux ou un tissu sécréteur formé aux dépens du péricycle, nous pourrons affirmer que les portions ainsi différenciées sont incapables de fournir des racines*, la sclérose empêchant la rhizogénie, la transformation sécrétrice annonçant que la rhizogénie n'existe plus. A un même niveau d'ailleurs (Piloselle), certaines portions du péricycle peuvent être rhizogènes, tandis que d'autres sont le siège du tissu de soutien ou de sécrétion. Cette inégale répartition détermine sur la coupe le lieu où l'insertion des racines est possible.

Les régions voisines réagissent contre cette tendance envahissante que le péricycle doit à sa nature rhizogène, et lorsque cette assise a en elle la propriété de multiplier ses éléments pour former des racines, l'endoderme devient le

(1) P. Vuillemin. Sur les causes anatomiques de l'enracinement des tiges de Ronce, in Bull. Soc. sc. de Nancy, séance du 16 juin 1884.

siège d'un réseau de plissements capable de juguler ces tissus exubérants. Participant à l'afflux nutritif en rapport avec les éléments jeunes péricycliques, l'endoderme qui, lui, n'a pas de tendance à proliférer, épaissit ses membranes. Mais les échanges nutritifs étant très actifs à ce niveau, et les courants osmotiques puissants dans la direction radiale, les matériaux s'accumulent d'abord sur les faces radiales, où ils constituent les cadres de plissements qui sont, comme on sait, la disposition la plus efficace pour s'opposer aux empiétements du péricycle. Par le fait même, celui-ci perd son activité, les courants osmotiques se ralentissent et secondairement l'endoderme épaissit ses membranes dans toute leur étendue. Il est pourtant des points où l'activité du péricycle s'est concentrée, et où la multiplication des cellules rhizogènes ayant de l'avance sur la différenciation de l'endoderme a constitué une jeune racine avant que la couche contentive se soit constituée. Ce sont là les seuls points où les racines se développent.

La situation des racines est donc déterminée rigoureusement dans les portions rhizogènes, comme celle de ces portions l'est dans l'ensemble de la tige.

La structure rhizogène du péricycle est la condition nécessaire, mais non suffisante, de la production des racines. Non seulement elle se localise sur certaines tiges, et dans une situation fixe par rapport aux faisceaux conducteurs ; mais de plus une tige peut conserver cette propriété latente et ne la révéler que dans des conditions spéciales (stolons).

La racine terminale ne naît pas ; elle résulte de la transformation de la radicule embryonnaire et de son raccordement avec la tige. Ce raccordement répond d'ailleurs essentiellement aux mêmes règles que celui des racines latérales, avec quelques variantes dues à sa situation par rapport aux

systèmes de la tige. Nous étudierons successivement ce phénomène dans ces deux ordres de racines.

RACCORD DES SYSTÈMES RADICAUX ET CAULINAIRES.

A. — RACINE TERMINALE. — Nous commencerons par la racine principale, parce que c'est elle qui a été le plus étudiée, bien que ce soit le cas le plus compliqué.

Nous avons vu (chapitre premier) que la racine terminale se raccorde avec la tige par l'intermédiaire de l'embryon. Celui-ci est devenu tigelle dès que la trace de la racine l'a parcouru et a pris l'orientation de membre support.

Le collet étant la limite entre la racine et l'embryon, limite déterminée par le changement d'épiderme, ne doit pas nous arrêter ici : il n'a rien à faire avec l'insertion de la racine sur la tige. Il ne mérite pas d'ailleurs une mention spéciale, puisqu'il n'est pas une région anatomique, mais une simple limite suffisamment indiquée par ce changement d'épiderme.

L'étude de l'insertion du pivot comprend le parcours des systèmes radicaux dans la tigelle, et leur raccord avec les systèmes caulinaires.

RACCORD DES FAISCEAUX CONDUCTEURS. — Le raccord des faisceaux radicaux et caulinaires à la période primaire se fait de trois façons : 1° entièrement dans les cotylédons (*Silybum*, *Calendula*); 2° partie dans les cotylédons, partie dans la tigelle sur des caulinaires qui y plongent et se continuent d'autre part dans la tige (*Zinnia*); 3° partie dans les cotylédons, partie dans la tigelle comme précédemment; mais les caulinaires qui prennent part à cette soudure se

perdent dans les nervures latérales cotylédonaire, partie dans la tige où parviennent seulement deux trachées primitives (Dahlia).

Avant de décrire ces divers cas, nous ferons une remarque essentielle qui avait échappé jusqu'ici aux observateurs soucieux avant tout de la *transformation* des systèmes radicaux en systèmes caulinaires, c'est que les faisceaux radicaux, tout en modifiant leur structure, ne transforment jamais, tant qu'ils existent, leur orientation en orientation caulinaire. Traversant une région où le tissu conjonctif se développe puissamment, le bois lui-même est pénétré par des formations de cette nature ; les vaisseaux sont dissociés par du tissu parenchymateux qui les étale de diverses façons, se développe entre eux, autour d'eux et jusque sur leur face externe de manière à refouler la trachée primitive plus ou moins loin du péricycle ou même à séparer les deux moitiés du faisceau ligneux par un rayon médullaire. Mais tout ce parenchyme est anatomiquement ligneux. Il fait partie du bois et jamais ne se transforme en liber. *Quelle que soit la distance qui sépare la trachée primitive du péricycle, cette trachée n'est jamais séparée du péricycle par du liber.* Nous ne connaissons pas une seule exception à cette règle. Nos observations se sont étendues à plusieurs familles, et tous les dessins du grand travail de M. Gérard (1) y sont conformes.

Lors même que le liber occupe tout le reste de la périphérie, par suite de la présence d'un certain nombre de faisceaux caulinaires, ce *rayon ligneux* persiste sous forme de tissu parenchymateux ou vasculaire. Il en résulte que *l'ensemble de la tigelle présente toujours l'orientation*

(1) R. Gérard. Recherches sur le passage de la racine à la tige, in Ann Sc. nat. Bot., 6^e sér., t. XI, 1881.

vasculaire de la racine (fig. 39), puisqu'un diamètre au moins est occupé entièrement par du bois comprenant : 1° deux faisceaux accolés au péricycle, avec ou sans prédominance de parenchyme ligneux ; 2° le tissu conjonctif médullaire qui, lui aussi, est de nature ligneuse, et incapable,

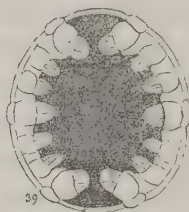


FIGURE 39. — Coupe transversale d'une tigelle de *Silybum Marianum* immédiatement au-dessous du départ des faisceaux latéraux des cotylédons.

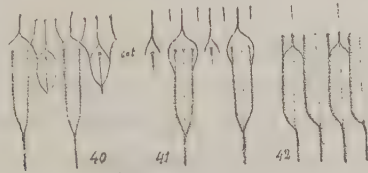
Les hachures représentent le bois. Une teinte plate indique le tissu conjonctif.

dans la période primaire, de se transformer en liber, puisque le bois seul a un développement centripète ; 3° toutes les portions ligneuses des faisceaux conjugués (caulinaires ou portions des radicaux disloquées par es caulinaires) ; tandis que le liber s'accôle au péricycle dans les portions interposées.

Premier cas. — RACCORD UNIQUEMENT DANS LES COTYLÉDONS
(fig. 40)

Silybum Marianum. — Dans cette plante, la trace de la tige plonge dans la tigelle et se réduit à deux groupes libéro-ligneux comme les faisceaux gemmaires qui pénètrent dans la tige mère pour se raccorder avec les faisceaux de celle-ci. Mais la tigelle est dépourvue de faisceaux caulinaires ca

pables de leur donner insertion. Aussi les voyons-nous s'éteindre en pointe dans le sinus étroit formé par l'écartement des faisceaux radicaux s'inclinant vers les cotylédons. Tout près de leur base, et alors qu'ils sont à l'état de trace gemmaire dans la tigelle, les faisceaux de la tige émettent chacun un premier faisceau foliaire, qui, en se bifurquant, fournira les nervures foliaires (latérales) des cotylédons.



FIGURES 40-42. — Diagrammes de la course des faisceaux dans la tigelle.

Ligne pleine : Faisceaux de la tige. — Petits traits réunis par une ligne pleine : Faisceaux ligneux de la racine. — Pointillé : Trachées primitives de la racine isolées. — Cot. Niveau du départ des faisceaux cotylédonaire. — 40. *Silybum Marianum*. — 41. *Zinnia elegans*. — 42. *Dahlia Cervantesi*.

La pénétration des faisceaux de la tige détermine l'élargissement de la moelle, l'étirement de chaque faisceau ligneux dont les vaisseaux se divisent en deux masses qui viennent s'opposer respectivement aux demi-faisceaux libériens disloqués par l'interposition des faisceaux caulinaires.

Les faisceaux radicaux se trouvent ainsi disposés en deux groupes séparés par les faisceaux caulinaires. Chacun se compose : 1° d'un faisceau ligneux dont les vaisseaux forment deux masses réunies par du parenchyme ligneux comblant l'espace triquètre qui les sépare du péricycle ; 2° de deux demi-faisceaux libériens qui restent adossés au péricycle, et dont chacun semble constituer, avec la masse vasculaire correspondante, un faisceau conjugué, sans que

toutefois ce faisceau ait pris l'orientation radiale. Cette disposition se conserve jusqu'au départ des cotylédons. Les deux moitiés du système radical sont entraînées dans les nervures médianes. Les nervures latérales, issues des traces gemmaires de la tige, ont pénétré un peu plus bas. Les anastomoses entre les nervures radicales et caulinaires dans le limbe cotylédonaire établissent le seul raccord entre le système conducteur de la tige et celui de la racine.

Carthamus tinctorius. — La disposition générale est la même que dans le Chardon-Marie. M. Gérard (loc. cit.) en a donné une description exacte. Toutefois l'interprétation des faits se ressent de la préoccupation de trouver les faisceaux radicaux se transformant en faisceaux caulinaires. La trace gemmaire de la tige dans la tigelle descend encore plus bas. Les latéraux des cotylédons naissent, comme dans le *Silybum*, des caulinaires destinés aux entre-nœuds supérieurs.

Calendula officinalis. — Tout ce que nous avons dit du *Silybum* s'applique à cette plante, à cela près que la trachée primitive s'isole des masses de vaisseaux et reste isolée dans le parenchyme ligneux jusque dans les cotylédons, comme dans le *Zinnia* (fig. 41) qui pour le reste répond à un type distinct.

Notobasis syriaca. — En remontant la tigelle, on voit les deux faisceaux ligneux du pivot s'affaïsser sur eux-mêmes, de manière à s'élargir tangentiellement, tout en conservant leur trachée primitive au milieu de leur étendue. Longtemps la partie médiane du faisceau aplati reste la plus large ; mais peu à peu elle s'amincit sans toutefois

séparer complètement les vaisseaux en groupes distincts ; les trachées primitives s'avancent un peu dans l'espace tri-quètre circonscrit par la concavité du faisceau aplati. C'est ainsi modifiés que ces faisceaux passent dans la nervure médiane des cotylédons. Les faisceaux caulinaires se terminent en coin inférieurement, réduits à deux comme chez le *Silybum*. Ils peuvent même s'accoler aux radicaux à leur partie inférieure, mais sans jamais constituer une communication efficace. Le véritable raccord se fait ici encore dans le limbe cotylédonaire.

Xanthium strumarium. — Le pivot possède quatre faisceaux. Chacun d'eux se comporte dans la large tigelle comme les deux faisceaux du *Silybum*, c'est-à-dire qu'il est divisé par un rayon de parenchyme ligneux, et s'oppose aux demi-libers voisins disloqués par la pénétration des traces de la tige sans perdre l'orientation radicale.

De ces quatre groupes, deux opposés donnent les nervures médianes des cotylédons, les deux autres se bifurquent et en forment les nervures latérales extrêmes. Les foliaires issus de la trace de la tige, alternes avec les radicaux, pénètrent dans les cotylédons sans se bifurquer et fournissent à chacun d'eux deux nervures latérales situées entre la nervure médiane et les nervures latérales d'origine radicale.

A l'aisselle des nervures médianes d'origine radicale se constituent deux bourgeons qui se raccordent avec les faisceaux caulinaires dont la trace a pénétré à ce niveau. Les *Calendula* en portent également.

Puisque, dans toutes ces plantes, la communication vasculaire du pivot et de la tige ne s'opère que dans les cotylédons, organes caducs, il est clair que cette disposition n'est que transitoire : c'est ce que j'ai qualifié de *circulation*

foetale (1). Le raccord définitif, dans la période végétative proprement dite, se fait uniquement par les formations secondaires. Celles-ci sont très précoces ; dans le *Cnicus benedictus*, nous les avons trouvées puissamment développées, lorsque la plante n'avait pas plus d'une feuille végétative épanouie. Voici ce qui s'observe dans le *Calendula officinalis*.

Dès que la vie végétative est franchement établie, une zone cambiale se constitue dans toute la périphérie de manière à former une gaine libéro-ligneuse continue dans la tige aussi bien que dans la racine. Cette formation, contemporaine dans les deux membres, entraîne la coalescence du système radical et du système caulinaire, en sorte que dès l'origine ils se soudent au point même de contact. Ici le raccord est direct ; et, comme la racine prolonge la direction de la tige, que son cylindre central a ses diverses portions accolées aux portions correspondantes de la tige, il n'y a pas de raccord compliqué comme à la période primaire chez les mêmes racines, et à tout âge dans les racines latérales qui, au lieu de s'insérer sur toute la surface terminale de la tige, insinuent leurs systèmes divers sous l'endoderme dans un espace étroit.

Que deviennent les systèmes préexistants de la période primaire ? Tout d'abord les faisceaux qui se rendent aux cotylédons, ne suivant pas l'accroissement du parenchyme cortical au sein duquel ils sont plongés, sont pénétrés par lui, disloqués ; on voit les trachées éparses dans ce tissu mou ; leurs spires sont étirées, en partie déroulées. Cette circonstance, jointe au ralentissement d'activité des cotylédons qui l'a produite et qui continue à s'accroître, achève

(1) P. Vuillemin. In Bull. Soc. sc. de Nancy, séance du 15 mars 1884.

de les faire périr. Les éléments des cotylédons disséminés dans l'écorce sur une surface et une hauteur considérables se nécrosent, et on les retrouve sous forme de cellules subérisées dans le parenchyme.

Tout cet accroissement s'est fait dans la tige et non dans la tigelle, localisé surtout dans l'espace qui sépare le départ des faisceaux radicaux de celui des faisceaux latéraux des cotylédons. Les faisceaux latéraux, sortis plus bas, sont en effet peu étirés dans le sens de la longueur, et traversent l'écorce presque transversalement si ce n'est dans le tiers externe où ils reprennent une direction ascendante.

Le cambium est formé en arrière des faisceaux latéraux bien au-dessous du niveau où les faisceaux médians quittent l'écorce. Les cotylédons meurent, se dessèchent et tombent. Une cicatrice subéreuse où le liège affecte la variété brune se développe à leur insertion et englobe les extrémités de leurs faisceaux ; les extrémités des vaisseaux sont en particulier envahies par cette transformation.

La nécrose des extrémités du système vasculaire radical se propage à toute l'étendue de ce système, en sorte que sur une coupe intéressant la partie supérieure de la racine ou la tigelle, on rencontre : 1° les faisceaux de la racine au centre, tels qu'ils étaient dans ce membre à la période primaire, et toujours reconnaissables au nombre et à l'orientation de leurs trachées ; ils forment un séquestre subérisé tout le long de l'axe ; 2° la gaine libéro-ligneuse secondaire les entoure complètement, aussi bien que dans la tige. Elle présente seulement deux paires de solutions de continuité elliptiques, à grand axe longitudinal : l'inférieure peu allongée correspond au départ des faisceaux latéraux des cotylédons ; la plus élevée, dont le grand axe est bien supérieur au petit, correspond au départ des faisceaux radicaux dans les cotylédons.

La subérisation de la cicatrice cotylédonaire entraîne l'avortement de la paire de bourgeons qui s'était formée à l'aisselle des cotylédons. Le bourgeon réduit à une invagination cambiale pénétrant obliquement dans l'écorce émet quelques appendices foliaires sur la face laissée libre par la cicatrice cotylédonaire ; mais son évolution gemmaire s'arrête là : les faisceaux ne s'y développent jamais ; et, assise génératrice en contact avec un séquestre (surface libre de M. Bertrand), il s'enflamme à ce contact irritant et s'épuise dans la production de liège qui, d'abord localisé à la périphérie, l'envahit peu à peu dans sa totalité.

Deuxième cas. — RACCORD PARTIEL DANS LA TIGELLE (fig. 41).

Zinnia elegans. — Le diagramme des faisceaux ligneux (fig. 41) fera mieux saisir le phénomène qu'une longue description. Les faisceaux du pivot au nombre de deux s'élargissent à leur entrée dans la tigelle, et se fragmentent comme chez le *Calendula* en deux groupes unis par un rayon de parenchyme ligneux dans chacun desquels les deux premières trachées restent en place. Vers la partie supérieure de la tigelle, les groupes libéro-vasculaires semblent se bifurquer, aspect dû à l'accolement latéral de la trace gemmaire de la tige à chaque groupe radical. A ce niveau d'ailleurs pénètre une paire de faisceaux caulinaires qui restent isolés et passeront dans la nervure latérale des cotylédons. Quant aux faisceaux qui s'unissent latéralement aux radicaux, ils se prolongeront dans la tige et s'anastomoseront par paires au-dessus du départ de la nervure médiane (radicale) des cotylédons. Les diagrammes font saisir la parenté de cette disposition avec celle du *Silybum*. Il y a donc, dès la période primaire, outre la cir-

culation cotylédonaire, un abouchement direct des systèmes conducteurs caulinaire et radical.

Troisième cas.— RACCORD DANS LES COTYLÉDONS, LA TIGELLE,
LA TIGE (fig. 42).

Dahlia Cervantesi. — Le pivot possède quatre faisceaux disposés en croix. Lorsqu'ils pénètrent dans la large tigelle, le développement du parenchyme les refoule de manière que leur ensemble décrit un quart de tour de spire pour leur donner l'orientation tangentielle (ce que M. Gérard compare au mouvement d'un volet). Puis, les 4 trachées primitives restant en place, les autres vaisseaux en sont isolés par le parenchyme qui bientôt les refoule et les comprime. De la sorte ils cessent de s'étaler en une bande et forment 4 massifs sensiblement opposés aux faisceaux libériens.

Deux paires de faisceaux caulinaires, anastomosés supérieurement pour donner les nervures latérales des cotylédons, descendent de chaque côté de deux trachées primitives opposées, les isolent des autres faisceaux radicaux, en sorte que les masses vasculaires radicales, séparées de leurs trachées primitives, se disposent par paires de chaque côté de deux de ces trachées. Ces deux groupes, composés chacun d'une trachée entre deux cordons vasculaires, ressemblant à ceux que nous avons vus chez les types précédents, quoique bien différents par leur origine, constitueront les nervures médianes des cotylédons.

Les 4 faisceaux caulinaires s'insèrent latéralement sur les 4 cordons radicaux dont ils semblent être des ramifications. Mais leur homologie avec des caulinaires est nettement établie par la comparaison de nos trois diagrammes.

Ces traces de la tige s'épuisent dans les nervures latérales des cotylédons. Les deux trachées primitives isolées entre ces faisceaux passeront seules dans la tige. Elles constituent le seul raccord de la partie épicotylée de la tige avec la racine. Aussi la gemmule reste-t-elle rudimentaire jusqu'à l'apparition des formations secondaires.

RACCORD DES ENDODERMES. — Le raccord des endodermes est intimement lié à celui des systèmes conducteurs. Quand il n'y a pas de raccord entre les systèmes vasculaires dans la tige même (*Silybum*), le raccord peut manquer également entre les endodermes. Les endodermes caulinaire et radical développés isolément et évoluant indépendamment présentent des propriétés différentes. Dans le *Calendula officinalis* aussi bien que dans le *Silybum*, l'endoderme de la tige est dépourvu du réseau d'épaississements.

Silybum Marianum. — Les endodermes caulinaire et radical coexistent à un même niveau dans la portion supérieure de la tigelle au-dessous du départ des faisceaux cotylédonaires ; mais ils restent absolument indépendants et disposés à des profondeurs différentes. Bien plus ils se superposent dans une courte étendue.

Dans le pivot binaire : les cellules de l'endoderme forment une rangée continue dédoublée dans toute la périphérie, et laissant entre les éléments des deux assises ainsi formées des méats losangiques oléifères seulement en face du liber. Les cellules du péri-cycle sont de moitié moins nombreuses que celles de l'endoderme et leurs parois radiales ne se superposent pas à celles de l'assise plissée. Le rapport inverse existe, dans d'autres familles, d'après M. Costantin (loc. cit.) chez *Evonymus europæus*

(p. 344) et *Raphanus niger* (p. 316). En face des faisceaux libériens, le péricycle prend des éléments irréguliers à parois un peu épaissies et ne formant plus une couche distincte de la périphérie du liber. Dans la tigelle hypocotylée l'endoderme ne se modifie pas; le péricycle se présente avec le même aspect à la périphérie du liber. Mais au niveau des rayons, l'assise périphérique se confond avec le parenchyme dont elle est peut-être génératrice. La moelle en est séparée par le bois. Dans la partie supérieure, le péricycle est transformé en un îlot de cellules épaissies.

L'endoderme caulinaire se distingue du précédent à ses cellules non dédoublées pour circonscrire des méats oléifères, dépourvues de plissements quoique régulièrement cubiques, et à ses grains d'amidon, composés comme ceux de l'endoderme plissé de la racine, mais d'une taille bien plus élevée. A ces caractères, on peut suivre l'endoderme sur le dos des faisceaux caulinaires qui plongent dans la tigelle.



FIGURE 43. — *Superposition de l'endoderme oléifère au niveau du départ d'un faisceau latéral des cotylédons.*

Le péricycle, épaissi sur le dos de ce faisceau, s'appuie contre l'endoderme caulinaire.

L'endoderme de la racine pénètre au-dessous de lui et lui reste superposé dans toute la périphérie pendant un court espace. De plus, les faisceaux radicaux le soulèvent pour en entraîner un arc dans les cotylédons, en sorte qu'ils y

sont entourés de deux arcs endodermiques : l'arc oléifère dédoublé de la racine et l'arc amylière de la tige. Au moment où les faisceaux caulinaires des cotylédons s'inclinent pour sortir du cylindre central, l'endoderme de la racine s'écarte en deux arcs, de sorte que les faisceaux qui se rendent aux nervures latérales des cotylédons semblent le perforer et viennent directement s'appuyer contre l'endoderme caulinaire qui seul les accompagne dans les cotylédons. La figure 43 montre nettement ce passage. Le milieu du stérome péricyclique s'appuie directement contre l'endoderme caulinaire, tandis que de chaque côté l'endoderme radical est encore superposé à l'endoderme caulinaire.

Le plus souvent, les cylindres centraux ayant le même diamètre, les endodermes radical et caulinaire se juxtaposent dans le même plan ; et, par suite de leur développement en commun, revêtent, au moins dans la région de contact, des caractères morphologiques tellement analogues qu'on ne peut plus établir exactement la limite des deux systèmes.

Parfois pourtant (*Cnicus benedictus*), à un même niveau, les plissements existent sur le dos des faisceaux radicaux, tandis que sur les mêmes coupes tout le reste de l'endoderme en est dépourvu. Ces dernières portions prolongent celui de la tige ; et, bien que situées sur le même plan que les précédentes, et s'intercalant régulièrement aux lambeaux pourvus de plissements, elles n'en conservent pas moins l'aspect spécial qu'elles doivent à leur origine.

Souvent aussi, indépendamment de la région de contact, les deux endodermes conservent des caractères tranchés. L'endoderme de la tige est souvent dépourvu de plissements, fait que l'on se gardera de généraliser comme l'a fait M. Gérard. De plus, dans les Radiées et les Tubuliflores, la différence, sinon constante, du moins habituelle dans la

structure et la disposition de l'appareil oléifère d'origine endodermique, son absence fréquente dans la tige établissent nettement la distinction originelle des deux systèmes.

Ainsi, *par l'insertion de l'endoderme*, comme par l'insertion vasculaire, *la racine terminale est un appendice de la tige.*

RACCORD DES PÉRICYCLES. — La racine principale ne s'étant pas formée au sein du péricycle de la tige, il faut que les deux péricycles se raccordent. Ils le font d'ailleurs d'une façon simple, de manière à donner à la région l'aspect qui, pour les racines latérales, est primitif.

Dans le *Silybum Marianum*, le péricycle de la tige ne s'abouche pas dans toute son épaisseur avec le péricycle de la racine, puisque l'endoderme de celle-ci se trouve accolé dans la zone de raccord à la face interne de l'endoderme de la tige. Cette relation rappelle celle des racines latérales. Pour le reste, le raccord est direct. Notons toutefois que l'indépendance des deux régions se révèle encore par la nature des systèmes qui les parcourent. Dans la racine, le péricycle rhizogène se réduit à une assise cellulaire. En passant dans la tigelle, il se cloisonne sur le dos des faisceaux libériens et constitue une assise de cellules épaissies à reflets nacrés qui s'étendent peu à peu jusqu'à l'endoderme. L'assise la plus externe du péricycle est le plus longtemps inaltérée. Le péricycle, dès qu'il est ainsi cloisonné et épaissi dans toute son épaisseur, a été pris pour des fibres libériennes. Voilà pourquoi on décrit presque partout la cessation brusque du péricycle en face du liber. En réalité, il ne s'interrompt pas; il se transforme seulement, et à cette transformation anatomique correspond la perte de son rôle rhizogène.

Réduit d'abord à deux assises, ce péri-cycle extralibérien multiplie bientôt ses éléments en un massif qui atteint une dizaine de cellules d'épaisseur. En même temps celles-ci s'allongent sans que toutefois la lignification envahisse déjà leurs parois dans la tigelle. Dans la tige, la dernière assise accolée à l'endoderme ne se lignifie pas, mais se cloisonne activement pour donner un massif de cellules résineuses qui s'étaleront en arc au cours du développement.

Il y a donc là une différence essentielle entre le péri-cycle des deux régions. Il est juste pourtant d'observer que, dans la zone du raccord, le péri-cycle de la tige peut prendre l'aspect qui caractérise la région supérieure de la tigelle. De tous les faisceaux qui se rendent aux feuilles, il en est une paire, en effet, dont le péri-cycle est épaissi jusqu'à l'endoderme et dépourvu de cellules résineuses : c'est la paire qui forme les nervures latérales des cotylédons. Mais les faisceaux caulinaires au point où ces faisceaux s'en échappent se trouvent séparés de leur endoderme caulinaire par la trace de l'endoderme radical. Cette dernière assise imprime aux faisceaux caulinaires et à leur péri-cycle quelque chose de l'allure propre aux autres faisceaux qu'elle tapisse, c'est-à-dire aux faisceaux radicaux. Il y a d'ailleurs ici balancement physiologique et substitution d'un système sécréteur à un autre système sécréteur. Les canaux oléifères de l'endoderme radical suffisant à cette région, le prolongement des cellules résineuses du péri-cycle caulinaire n'avait pas sa raison d'être.

Dans la plupart des plantes, le raccord des péri-cycles comme celui des endodermes consiste en un abouchement direct et total. Le raccord des systèmes péri-cycliques peut aussi présenter des variantes, et le système sécréteur en particulier balancer celui de l'endoderme.

RACCORD DES SYSTÈMES SÉCRÉTEURS. — Longtemps on a cru qu'en règle générale les systèmes sécréteurs de la tige et de la racine n'étaient que deux portions d'un même système. Souvent, en effet, ils occupent la même région dans les deux membres (canaux oléifères). Parfois ils occupent deux zones différentes mais voisines, possédant la même structure dans l'une et dans l'autre et se substituant l'un à l'autre dans ces deux régions (laticifères des Liguliflores). On a même avancé qu'à la substitution physiologique correspondait une substitution anatomique. M. Van Tieghem (loc. cit. 1871) a fait justice de cette opinion de Trécul, qui regardait les cellules à latex de diverses Tubuliflores comme une transformation des canaux oléifères ; et l'on ne cherche plus de raccord qu'entre systèmes homologues. Le même savant, à qui la science doit tant de découvertes relatives à l'anatomie de l'appareil sécréteur, a montré plus récemment que dans plusieurs familles en dehors des Composées, des systèmes homologues développés dans des régions voisines étaient entièrement distincts, et enfin (1) que les laticifères des Liguliflores sont dans le même cas. Nous reviendrons sur ce dernier point. M. Van Tieghem insiste donc sur ce fait que l'unité de lieu de l'appareil sécréteur dans les différents membres est sujette à de nombreuses exceptions ; et, bien qu'elle paraisse toute naturelle, « il est pourtant nécessaire de la constater directement dans chaque cas particulier (1). »

La famille des Composées nous montre combien ces vues sont exactes, car nous y constatons l'indépendance parfaite des systèmes développés, non seulement dans deux régions voisines telles que le liber et le péricycle, mais

(1) Ph. Van Tieghem. Sur la situation de l'appareil sécréteur dans la racine des Composées. Bull. Soc. bot. de France, 1884, t. XXXI, p. 112.

même dans des régions correspondantes de la tige et de la racine, telles que l'endoderme (1). Ce fait était facile à déduire de l'indépendance originelle des endodermes eux-mêmes, et vient confirmer la réalité de cette indépendance.

A. — Canaux sécréteurs.

Premier cas. — IL N'Y A PAS DE CANAUX DANS LA TIGE,
TANDIS QUE LA RACINE EN POSSÈDE.

Lorsque tout le système conducteur radical passe dans les cotylédons avec l'endoderme et le péricycle, il n'y a aucun raccord entre les systèmes sécréteurs de la tige et ceux de la racine. Dans le *Calendula officinalis*, les canaux oléifères une fois entraînés dans les cotylédons ne se montrent à aucun niveau plus élevé. Nous voyons d'autres systèmes homologues les suppléer dans le *Silybum*. Un certain nombre d'autres plantes est dans le même cas. Nous en avons cité plusieurs au chapitre III. Remarquons dans cette liste les *Gnaphalium supinum*, *Helichrysum angustifolium*, *Inula bifrons*, *Vernonia novæ-boracensis* qui ont, malgré l'absence de canaux sécréteurs, l'endoderme nettement plissé même dans la tige aérienne.

Les Liguliflores chez qui la présence de canaux oléifères a été reconnue dans la racine : *Scorzonera*, *Scolymus* (Van Tieghem), et le *Stiftia chrysantha* parmi les Labiatiflores n'en possèdent point dans la tige.

Deuxième cas. — LA TIGE POSSÈDE DES CANAUX.

A. — Les canaux développés dans d'autres régions que

(1) P. Vuillemin. Note sur le raccord des systèmes sécréteurs. Bull. Soc. bot. de France. 1884, t. XXXI, p. 266.

l'endoderme (canaux libériens d'*Ambrosia trifida*; canaux médullaires de la même, du *Xanthium strumarium*, *X. spinosum*, *Centaurea ruthenica*, *Artemisia Absinthium*, *Silybum*, etc.) ne se raccordent jamais avec ceux de la racine. Ces canaux sont toujours superposés à des canaux endodermiques. Ce dernier système peut présenter un raccord, mais n'en présente pas toujours.

B. — Quand les canaux de la tige naissent par division cruciale d'une cellule endodermique à l'égard de laquelle ils ne s'individualisent pas (*Doronic*, etc.), le raccord est direct: le système radical prolonge le système caulinaire à cela près qu'il y a réduction dans le nombre des canaux, et spécialisation des cellules sécrétrices lorsqu'on passe de la racine à la tige.

C. — Le plus souvent les canaux de la tige sont en dehors de l'endoderme. Dans le cas où ces canaux se raccordent avec ceux de la racine, voici ce qui se passe. Dans les régions franchement caulinaires, ce sont des cellules séparées de l'assise la plus interne par une cloison transversale ou plus ou moins éloignées d'elle par cloisonnements répétés qui deviennent oléifères, tandis que les cadres d'épaississements se développent sur l'assise interne. Les canaux oléifères, dès le début de leur existence comme système distinct, sont individualisés à l'égard de l'endoderme. Dans la zone de contact avec les canaux radicaux, des cloisons obliques et non plus tangentielles se forment dans les cellules de la région endodermique. De cette façon les initiales du système sécréteur ne sont pas franchement isolées de cette région où elles coexistent avec les initiales de l'assise à plissements. Ainsi entre les cellules oléifères radicales qui sont franchement endodermiques et possèdent en même temps le système sécréteur et le système contentif,

et les cellules oléifères caulinaires qui sont franchement extérieures à l'endoderme, il y a des cellules intermédiaires dans lesquelles un cloisonnement tardif isole les initiales de l'appareil à plissements des initiales de l'appareil sécréteur, mais sans rejeter complètement celles-ci en dehors de l'endoderme.

Il est à remarquer que, lorsque l'endoderme radical pénètre dans les régions aériennes et en rapport avec les systèmes caulinaires, il est influencé par ces connexions anatomiques et sans doute aussi par le milieu externe. Dans ce cas, en effet, on peut voir des cloisons obliques, puis tangentielles éloigner plus ou moins les génératrices des cellules oléifères de celles de l'assise à plissements. J'ai signalé (loc. cit.) cette disposition sur les nervures cotylédonaire d'origine radicale dans le *Zinnia elegans* ainsi que dans le *Xanthium strumarium*.

D. — Les canaux oléifères de la tige, tout en occupant l'endoderme ou les zones d'origine endodermique ne se raccordent d'aucune façon avec ceux de la racine. Cette conséquence est forcée, lorsque tout l'endoderme radical passe sans raccord dans les cotylédons. Tel est le cas du *Silybum Marianum* et de beaucoup de Tubuliflores où ils apparaissent à une certaine distance au-dessus des cotylédons.

Dans le *Zinnia elegans*, l'endoderme de la tige se raccorde avec celui de la racine; mais la zone de contact est précisément celle où l'endoderme est dépourvu de canaux; car cette plante n'en possède qu'en face des faisceaux libériens, en sorte que, sinon tout l'endoderme radical, du moins toute sa portion oléifère est entraînée dans les cotylédons. « Une paire de canaux se forme aux dépens de l'endoderme sur les flancs de chaque faisceau de la tige et des

feuilles. La paire de faisceaux qui se rend aux nervures latérales des cotylédons en est seule dépourvue. Cette disposition répond absolument à celle que nous avons décrite chez le *Silybum*. Seulement, c'est un second système oléifère endodermique, et non un système de cellules résineuses péricycliques qui se substitue dans la tige au système oléifère de la racine. »

Même disposition dans *Xanthium strumarium*, etc.

B. — *Laticifères.*

M. Van Tieghem vient de démontrer que le réseau de laticifères du pérycyle de la tige ne résulte pas de la déviation des laticifères libériens de la racine. Ce sont deux systèmes distincts qui se superposent sur une courte étendue dans laquelle ils s'envoient des anastomoses à travers les rayons du parenchyme libérien. Nous avons retrouvé cette disposition dans le *Lactuca virosa* et plusieurs autres Ligu-
liflores. Elle semble générale, comme cela ressort de l'exposé du savant professeur.

Parfois la région où les deux systèmes se superposent n'est pas réduite à quelques millimètres. Elle peut se prolonger dans toute l'étendue des tiges souterraines. Nous en exposerons les conditions à propos de l'insertion des racines latérales.

C. — *Cellules résineuses.*

Les cellules résineuses des Tubuliflores occupent dans la tige la même situation que les laticifères. Mais leur absence est à peu près constante dans la racine. Le *Silybum* nous a montré la façon brusque dont elles cessent au contact de

l'endoderme radical, même sur le dos des faisceaux caulinaires. M. Van Tieghem en a indiqué la présence, quoique avec un faible développement, dans la racine de *Vernonia præalta*. Elles y sont localisées dans le liber; d'où cette conclusion qu'elles se comportent absolument comme les latificères.

En résumé, les systèmes sécréteurs, comme les autres systèmes, démontrent que la racine principale n'est pas le prolongement de la tige. Au contraire, ces diverses conditions la rapprochent des racines latérales.

B. — RACINES LATÉRALES. — L'insertion des racines latérales sur la tige est une question encore fort obscure. Le remarquable travail de M. Mangin (loc. cit.) a jeté une vive lumière sur ce sujet en ce qui concerne les Monocotylédones. Mais aucun travail d'ensemble n'a été publié pour les Dicotylédones. Nous n'avons pas cru devoir nous arrêter longuement sur ce sujet. Notre ami le D^r Lemaire ayant entrepris une étude étendue de cette insertion, comprenant les principales familles de Dicotylédones sera beaucoup plus à même de traiter à fond cette question. Ne pouvant la laisser entièrement de côté, nous nous bornerons à indiquer quelques cas particuliers.

Prenons pour exemple l'*Hieracium Pilosella* dont les stolons sont abondamment pourvus de racines latérales. Les racines naissent dans le péricycle de la tige entre deux faisceaux libéro-ligneux et s'y développent à la façon ordinaire avant la différenciation des tissus voisins et en particulier de l'endoderme. L'écorce est refoulée, distendue, puisque l'assise contentive n'existe pas. L'endoderme, au moment où il devient adulte, se trouve avoir à ce niveau des connexions anormales. Il est en contact sur sa face interne

avec l'écorce de la racine ; aussi son évolution ne sera pas la même qu'au contact du péricycle de la tige. Au lieu de se différencier en une assise contentive qui n'a pas ici sa raison d'être, il s'associe aux cellules autodermiques des rangées profondes pour constituer une couche épaisse qui isole le membre étranger à l'égard des tissus vivants de la tige. A la base seulement, c'est-à-dire au point où la racine s'échappe du cylindre central, l'écorce de la tige a contracté des relations intimes avec l'écorce de la racine, alors que leurs éléments étaient encore très jeunes, et ces deux couches homologues ont évolué en commun. A ce niveau, des raccords s'opèrent, aussi bien entre les systèmes des assises profondes de l'écorce qu'entre les cylindres centraux.

Le péricycle rhizogène est la seule assise de la tige qui se continue directement avec l'assise homologue de la racine. La communication des péricycles est primitive, la racine se formant au sein du péricycle de la tige. Mais, en face des rayons médullaires où il est rhizogène, le péricycle possède une structure autre qu'en face des faisceaux où il est galactogène et dans certains cas sclérogène. Tous les autres systèmes des deux membres sont primitivement indépendants et exigent un raccord.

Et tout d'abord l'*endoderme* se trouve interrompu de toute l'épaisseur de l'écorce de la racine. Cette interruption n'est pas indifférente à la plante, puisque dans les deux membres l'endoderme est le siège de l'appareil à plissements. Aussi un raccord s'opère-t-il, et, alors que l'endoderme normal placé dans des conditions exceptionnelles cessait d'être le siège de l'appareil contentif, des cellules de parenchyme cortical en prennent les propriétés, parce que leur situation leur crée des rapports analogues à ceux

qui sont l'apanage habituel de l'endoderme, et les rend propres à jouer le rôle qui est presque toujours dévolu à cette assise. Ainsi s'effectue un raccord entre les deux assises contentives de la tige et de la racine, par la différenciation anormale des cellules du parenchyme cortical interposé. Cette assise à plissements n'appartient pas, bien entendu, à l'endoderme. Pourtant, une fois les membres constitués, tous les tissus ayant été bouleversés par la coalescence des régions contiguës des deux membres, on peut considérer l'assise à plissements à ce niveau comme caractérisant un endoderme secondaire.

Les régions profondes de l'*autoderme* de la tige se confondent de même à ce niveau avec celles de la racine, et l'endoderme de la tige y perd toute espèce de caractère distinctif : il n'est même plus protecteur.

Les *faisceaux* libériens et les faisceaux ligneux envoient latéralement des prolongements qui parcourent obliquement le rayon médullaire, et viennent par le plus court chemin s'insérer respectivement sur la partie correspondante des faisceaux conjugués qui, dans la tige, bordent le rayon au niveau duquel la jeune racine s'est constituée.

Le raccord des *laticifères* mérite une attention spéciale, parce que, dans la tige et dans la racine, ils n'occupent pas la même région anatomique.

Si nous considérons une tige normale dépourvue de racines qui pourraient altérer son type primitif de structure, la hampe florale, par exemple, quel que soit d'ailleurs le niveau considéré, nous trouvons, comme c'est le cas habituel chez les Liguliflores, les laticifères localisés dans le péricycle où ils constituent un réseau sur le dos de chaque faisceau.

Dans une racine, pourvu que la disposition normale ne

soit pas modifiée par les productions secondaires, on n'en observe que dans le liber et surtout dans les assises profondes du liber au voisinage de la couche génératrice. On trouve la même disposition dans les tiges des Lobéliacées (fig. 44).

Les tiges à racines diffèrent du type habituel par ce fait qu'au réseau normal du péricycle se superpose un réseau libérien de laticifères dans les faisceaux caulinaires qui donnent insertion aux racines. Les faisceaux foliaires, au contraire, ne possèdent que le réseau péricyclique. Cette remarque a une grande importance en ce qu'elle nous montre nettement que la structure de la tige est fonction de la structure de ses appendices.

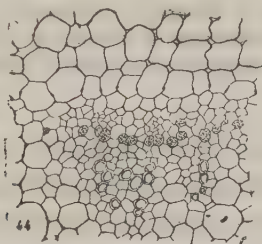


FIGURE 44. — *Laticifères disposés dans la tige aérienne du Lobelia syphilatica* comme ils le sont dans la racine des *Liguliflores*.

La conformation de l'endoderme et du péricycle montre que c'est la structure rhizogène de cette assise qui détermine la localisation des laticifères dans le liber.

Ces préliminaires posés, nous comprendrons facilement comment s'effectue le raccord. Il est très simple (fig. 45). La région galactogène du péricycle n'étant pas intéressée par la formation de la racine, le système de laticifères qui la parcourt reste également indépendant. Les cellules à latex de la racine viennent s'accoler à celles de la région

profonde du liber de la tige ; et, par résorption ultérieure des membranes, ils entrent dans la constitution du symplaste constitué par ces derniers. On peut, à certains égards, envisager le système laticifère profond des faisceaux caulinaires comme la *trace* du système laticifère de la racine dans la tige.

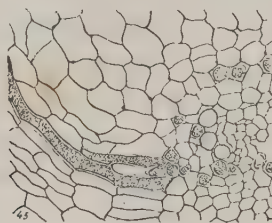


FIGURE 45. — *Rhizome d'Hieracium Pilosella*.
Insertion des laticifères d'une racine sur les laticifères libériens de la tige. Les laticifères du péricycle restent indépendants à leur égard.

Nous avons observé une insertion analogue des systèmes radicaux dans des Composées appartenant à diverses tribus, (si ce n'est en ce qui concerne les laticifères spéciaux aux Liguliflores). Nous avons cherché vainement le raccord des canaux oléifères bien que nous ayions pu les suivre sur des coupes où il était impossible de méconnaître l'endoderme : les canaux semblaient toujours s'interrompre dans la zone du raccord des endodermes. (*Helianthus*, *Tussilago*, etc.).

Ainsi, les systèmes conducteurs se raccordent indirectement ; les cellules à cadres d'épaississements de la racine sont en dedans de celles de la tige, comme dans la racine terminale de *Silybum*. Seulement les deux systèmes se raccordent par envahissement des cellules interposées de

l'écorce de la racine. Les laticifères radicaux se superposent dans une certaine étendue aux laticifères caulinaires. Les canaux oléifères semblent rester typiquement indépendants. Ce sont autant de caractères qui marquent l'HOMOLOGIE DES RACINES LATÉRALES ET DU PIVOT.

CHAPITRE VIII

Origine de la différenciation anatomique.

Milieu.

De l'étude qui précède il résulte que, dans un groupe de plantes aussi naturel que les Composées ou même dans les subdivisions qu'on peut y établir, le développement et la répartition des systèmes homologues sont soumis à des variations étendues. Partout ces variations se constatent, que l'on considère les tiges d'espèces différentes ou seulement la tige d'une même plante. Il était donc naturel d'attribuer une grande part dans la production de ces différences aux conditions de milieu. M. Costantin (loc. cit.) a tenté de rechercher la nature de ces influences. La question nous semble toutefois plus complexe que ne se l'est figuré l'auteur de cet important mémoire. En ce qui concerne les Composées, les faits cités par l'auteur ne sont pas absolument convaincants, et de plus il faut convenir qu'il rejette de sa statistique un certain nombre d'autres faits qui ne cadrent pas directement avec ses théories. Ainsi, à la *réduction* ou la *disparition de l'appareil de soutien* qui caractériserait les tiges souterraines, on peut opposer les pédoncules de *Arnoseris*, *Hypochaeris*, *Taraxacum*, etc. dont les parties les plus élevées, les moins souterraines,

atteignent le terme de leur existence sans avoir produit aucun stéréome. D'autre part la *faible lignification* ne caractérise pas d'une façon certaine les tiges souterraines. Le bois y acquiert, au contraire, une puissance supérieure à celle de la tige aérienne (comparez les portions aérienne et souterraine d'une tige d'*Artemisia spicata*, fig. 46 et 47). Les autres caractères sont plus constants ; mais il suffit que tous ne le soient pas pour que l'on attribue à une cause plus élevée toutes les variations observées dans les diverses portions de la tige.



FIGURES 46-47. — Tiges d'*Artemisia spicata*.

Lignification du bois en hachures radiales. — Sclérose du parenchyme (fig. 47) et liège (fig. 46) en hachures concentriques. — 46. Rhizome. — 47. Tige aérienne.

Remarquons tout d'abord que les espèces différentes qui croissent côte à côte présentent dans leur tige aérienne les conditions les plus diverses. Le fait est frappant dans les plaines et les montagnes moyennes. On pourrait croire, d'après les recherches de M. Costantin, que cette structure n'est pas soumise aux mêmes variations dans la région alpine. On trouve, il est vrai, chez plusieurs hôtes de cette station (*Artemisia mutellina*), la mince cuticule renforcée par une puissante membrane subérisée (et non pas une cuticule plus puissante qu'ailleurs, ainsi que le démontre l'action combinée du bleu d'aniline et de la phloroglucine)

ou bien une véritable fourrure de poils protecteurs (edelweiss) ou un anneau de soutien très développé. Mais d'autre part nous avons cueilli l'*Aronicum scorpioides*, à la base d'un névé, croissant dans la glace fondue. Les tiges bien développées et fleuries étaient d'une remarquable vigueur, absolument herbacées et dépourvues de tout organe protecteur. Des spécimens de la même espèce cueillies dans une atmosphère moins saturée d'humidité (ce qui est le caractère le plus saillant de la flore alpine), présentaient dans leurs portions aériennes un stéréome énorme. Au stéréome aussi bien qu'à l'appareil protecteur s'applique ce que nous avons dit au chapitre II sur le développement de l'appareil protecteur d'origine épidermique.

Pour juger de l'action des milieux, il faut songer que la plante n'est pas un être simple. C'est un complexe, une colonie d'éléments dont chacun conserve une part plus ou moins grande de sa vitalité propre et de la tendance à évoluer pour son compte, tout en étant soumis à certaines règles fixes, en sa qualité de partie d'un individu supérieur. De ces éléments un petit nombre seulement est en relation directe avec le milieu externe. C'est seulement par leur intermédiaire que les propriétés de ce milieu retentiront sur les autres; et la réaction de ces derniers balancera plus ou moins l'influence extérieure.

Il faut tenir compte 1° des tendances individuelles, de la nature spécifique des éléments; 2° de leur réaction réciproque ou action du milieu interne; 3° de la puissance modificatrice du milieu externe.

TENDANCES INDIVIDUELLES

Chaque élément, en vertu de sa situation anatomique, et par le seul fait de sa naissance, est prédisposé à évoluer en un tissu déterminé. Tout élément au début est une unité vitale, le protoplasma en est la partie essentielle. Ce corps protoplasmique s'entoure si constamment et si rapidement d'une coque cellulosique qu'on a l'habitude de considérer l'élément plus élevé résultant de l'union du corps vivant à cette membrane, c'est-à-dire la cellule, comme l'unité primordiale. Toutes uniformes au début, les cellules subissent rapidement une différenciation en rapport avec les conditions biologiques de l'être complexe dont elles sont les parties constitutives : les unes se transforment en éléments passifs, en machines ; les autres restent actives.

De bonne heure certaines cellules destinées aux fonctions végétatives essentielles se différencient et prennent leur organisation définitive : tels sont les éléments conducteurs du bois et du liber, l'épiderme, le système sécréteur. Tous ces systèmes ont un développement relativement fixe dans la période primaire. Reste un tissu indifférent, le parenchyme qui, avec le méristème, subsiste comme partie vivante et susceptible de différenciations ultérieures.

MILIEUX

Ce premier développement, assez uniforme, s'effectue dans des conditions de milieu invariables, puisqu'il se prépare à l'intérieur même de la graine. La rapidité et le mode

de différenciation de ce qui reste du méristème et l'organisation définitive du parenchyme, voilà ce qui varie, voilà ce qui est sous la dépendance du milieu interne ou externe.

Tout d'abord la lignification est localisée au bois, dont elle est une propriété essentielle. La lignification envahit secondairement d'autres éléments, et toutes sortes de cellules peuvent en être frappées. Il y a dans ce phénomène quelque chose d'analogue à ce que présente le tissu fibreux chez les animaux. Dans certains organes, les éléments jeunes deviennent naturellement fibreux (ligaments, etc.) ; c'est la condition même de leur développement, c'est leur raison d'être dans le corps. A côté des tissus différenciés primitivement en éléments-machines en vue d'une fonction utile à l'être complexe, mais au détriment de leur vitalité propre, de leur personnalité biologique, il y en a d'autres qui restent actifs : c'est le tissu conjonctif, analogue au parenchyme des plantes. Avec les progrès de l'âge, tout élément peut perdre son activité propre ; la transformation sénile qu'il subit alors est une dégénérescence fibreuse, une sclérose. La sclérose des plantes, c'est la lignification : elle frappe de même les éléments vieux. Il y a donc lieu d'établir une distinction entre la *lignification normale* et la *dégénérescence ligneuse* ou sclérose végétale.

Certaines portions de plantes conservent des éléments indéfiniment jeunes, dont toute la vitalité se traduit par la croissance, la multiplication, la différenciation en tissus essentiels. Le parenchyme reste mou, actif, cellulosique, acquiert parfois un volume considérable ; les systèmes essentiels à la vie s'accroissent aussi ; le bois en particulier se développe et se lignifie. Il n'y a pas de sclérose. Ailleurs, au lieu de cette évolution lente, les éléments prennent vite les caractères de la caducité ; vieux avant l'âge, le paren-

chyme est frappé de sclérose, tandis que la lignification normale, aussi bien que la formation des autres tissus essentiels à la vie, est enrayée.

Ces deux types extrêmes sont sous la dépendance immédiate des conditions de milieux. Si le milieu est d'une grande simplicité, d'une grande fixité, la formation des nouveaux tissus présentera la même allure que celle des systèmes primordiaux ; la structure définitive sera très régulière : c'est le cas habituel pour les racines. Dans la tige, le milieu externe est tantôt fixe, tantôt variable. (Ces termes, bien entendu, ne sont que relatifs ; il n'est milieu si fixe qu'il ne soit soumis à certains changements ; il n'est milieu si variable qu'il ne reste pendant des périodes plus ou moins étendues sans modifier quelques-uns de ses facteurs.) Les rhizomes sont dans des conditions comparables à celles de la racine à l'égard du milieu extérieur. Mais de sa nature la tige, qui donne insertion à des appendices variés et en des points qui ne sont pas symétriques, présente à ses éléments un milieu interne compliqué. C'est dans les rhizomes profonds, dont les feuilles et les bourgeons sont avortés, les racines latérales peu abondantes, que la structure définitive se rapproche le plus de celle de la racine : *Hieracium Pilosella*, *Tussilago*, etc. La comparaison de ces rhizomes avec les tiges aériennes nous montre que le développement des appendices, l'une des conditions essentielles du milieu interne, est sous la dépendance du milieu extérieur. Commençons donc par lui.

MILIEU EXTERNE.

La rapidité de la différenciation définitive des cellules dans l'ensemble de la tige est en raison directe de la varia-

bilité du milieu extérieur. En d'autres termes, plus le milieu est uniforme, plus est prolongée la période d'activité des éléments. Dans les milieux uniformes, il se produit une hyperplasie parenchymateuse, non seulement dans la région corticale, mais au sein même des autres tissus, de telle sorte que du parenchyme vient dissocier les éléments qui ont subi une différenciation plus élevée comme les vaisseaux. Dans les milieux variables, sous l'influence de la stimulation énergétique qui leur est liée, l'évolution est rapide, la sénilité précoce. Cette règle domine toutes les particularités que M. Costantin a signalées comme habituelles chez les portions aériennes et souterraines, et explique aussi bien les cas divergents.

Les milieux fixes sont ceux qui sont doués d'un haut état hygrométrique. L'habitat aquatique, l'habitat dans une atmosphère saturée d'humidité et l'habitat souterrain sont donc ceux qui s'accompagnent d'une différenciation lente des éléments, d'une multiplication active, d'une évolution capable de se prolonger. Au contraire un milieu sec est soumis à d'incessantes et profondes perturbations. Voilà pourquoi, dans une même plante, les parties aériennes et les parties souterraines formées en même temps ne sont pas à la même période de leur évolution. Dans les unes, l'activité est éteinte, la vieillesse est arrivée, et la mort prochaine; dans les autres, la jeunesse se prolonge. En quelques semaines, des pédoncules floraux ont atteint le terme de leur vie, tandis que les tiges qui les supportent seront annuelles, et les rhizomes d'où s'échappent ces dernières seront vivaces. Il n'est donc pas juste de comparer entre elles les portions de la tige nées simultanément. Pour arriver à des conclusions rigoureuses, il faudrait connaître le *coefficient de l'activité évolutive* dans les diverses régions. M. Costantin a

reconnu que, dans certains rhizomes (*Tussilago*), il se produit tardivement des éléments de soutien analogues à ceux des tiges aériennes. Mais pour lui, ces portions ne sont pas assimilables à cause de la différence d'âge. La comparaison est encore bien moins rigoureuse entre les portions qu'il met en parallèle, puisque le même âge absolu entraîne une différence totale dans l'âge relatif.

L'hyperplasie parenchymateuse est le fait capital, initial, et suffit pour expliquer tous les autres. La surdistension des couches externes de l'écorce, jointe à la puissante vitalité qui se maintient dans les couches plus profondes, réalise comme nous l'avons vu au chapitre III, la condition nécessaire et suffisante de la production du *liège*. Le liège est un tissu tardif : sa formation normale est sous la dépendance de l'âge absolu des régions, mais nécessite en même temps une puissante vitalité des éléments qu'elle frappe, et la susceptibilité pour eux de s'enflammer. Le liège apparaît *nécessairement* dans les rhizomes, comme conséquence de la structure et du mode d'évolution de ce genre de tiges. Il se produit de même dans les tiges aériennes qui, par la durée de leur développement, se rapprochent des rhizomes. Qu'une fois formé, il balance physiologiquement l'épiderme, c'est un fait d'assez mince importance au point de vue anatomique.

La production des *matières de réserve* est le corollaire forcé de la prolongation de la période d'activité, et de la lenteur de la différenciation.

L'accumulation des déchets, *système sécréteur*, en est aussi la conséquence.

La *prédominance de la prolifération parenchymateuse dans la région corticale* résulte de l'organisation précoce des systèmes conducteurs dans le cylindre central, de leur

puissance considérable; et aussi de la production de l'endoderme contentif. Le développement du bois n'est faible que relativement à la surabondance du parenchyme.

Enfin la *réduction du stéréome* est une conséquence de la lente différenciation et de la vitalité du parenchyme. Les éléments se multiplient au lieu d'épaissir leurs membranes et sont éliminés par la subérisation sans avoir atteint cette organisation sénile.

Pourtant il ne faudrait pas croire qu'il y ait à tous ces points de vue des différences aussi tranchées entre tiges aériennes et souterraines que le pense M. Costantin. J'ai cité divers pédoncules dépourvus de stéréome. D'une façon générale le bois est, toutes choses égales d'ailleurs, plus abondant dans les parties souterraines, et son développement compense dans une certaine mesure, dépasse parfois celui des éléments de soutien résultant de la transformation du parenchyme. Outre le bois renforcé par de puissantes assises d'origine secondaire, on trouve dans quelques rhizomes un arc scléreux médullaire qui renforce le bois. M. Costantin cite dans ce cas le *Tussilago Farfara*; le *Petasites albus*, auxquels j'ajouterai *Petasites officinalis*, *Homogyne alpina*. Le bois secondaire atteint dans le rhizome du *Leucanthemum alpinum* une puissance qui contraste avec la faible lignification surtout scléreuse des portions aériennes. Il en est de même dans les tiges aquatiques de *Pulicaria dysenterica*. Dans le rhizome de *Gnaphalium supinum*, à ce développement du bois se superpose l'épaississement et la lignification de toute la moelle. Cette tige souterraine rappelle absolument la tige aérienne ligneuse du *Santolina Chamæcyparissus*.

Ce qui caractérise les rhizomes, ce n'est pas l'absence ou une réduction constante de la lignification, mais l'indépen-

dance habituelle du parenchyme et en particulier du péricycle à son égard. Le péricycle reste actif, se multiplie pour donner du parenchyme secondaire ou des racines : voilà un fait incompatible avec la lignification. Celle-ci se montre mais faiblement à la pointe interne du massif péricyclique extralibérien dans le *Doronicum caucasicum*, tandis qu'il en existe un arc puissant dans la feuille ou la tige aérienne (le *Doronicum pardalianches* en est dépourvu). Mêmes relations entre les portions submergées et les portions aériennes d'une tige de *Pulicaria dysenterica*. D'autre part, certaines plantes alpines offrent dans leur tige aérienne une structure voisine de celle du rhizome. Ainsi dans l'*Artemisia mutellina*, les parties basses des tiges aériennes ont un anneau continu de bois. Le liber reste peu épais et le péricycle présente seulement cinq îlots de dix fibres ou moins. Cette tige ne diffère des rhizomes au point de vue des organes de soutien que par le développement moindre du bois et le diamètre supérieur de la région médullaire d'ailleurs creusé. Le puissant état hygrométrique de l'atmosphère alpine suffit à compenser les variations de température contre lesquelles au reste la tige est protégée par des poils d'abord, puis par une couche subéreuse qui ne tarde pas à compléter l'analogie avec les parties souterraines.

Il y a pourtant des rhizomes à évolution *courte*. Les tubercules d'*Helianthus tuberosus* nous en offrent l'exemple le plus frappant. Ces tiges commencent par multiplier surabondamment leur parenchyme. Mais elles n'ont pas de rôle immédiat à remplir, isolées qu'elles sont à l'égard des tiges végétatives qui se suffisent à elles-mêmes. Lorsque l'hypertrophie parenchymateuse a acquis de fortes proportions, les matériaux nutritifs s'entassent en telle quantité qu'il y a *pléthore*. En l'absence de stimulus dû au milieu ou au fonction-

nement (ces tiges étant isolées des tiges actives aussi bien que du milieu variable), les vaisseaux eux-mêmes se sont mal développés. Les matériaux de réserve s'accumulent à tel point que les éléments sont frappés d'une véritable dégénérescence amylacée qui détruit leur partie vivante, protoplasmique. L'évolution de ces tiges est terminée. Elles restent à peu près telles quelles jusqu'à ce qu'un nouveau bourgeon se développe aux dépens de ces réserves qui ne peuvent plus être utilisées par leurs éléments formateurs. L'évolution atteint donc son terme aussi rapidement que dans les portions aériennes, mais d'une façon opposée. Les éléments sont morts *jeunes*, par pléthore, par excès de vitalité, sans s'être différenciés. Dans les tiges aériennes, ils sont frappés d'une caducité précoce, différenciés avant l'âge et meurent de décrépitude. Voilà comment dans les tiges souterraines, l'évolution même *courte* n'en est pas moins lente, et peut être opposée à l'évolution rapide des éléments qui doivent à un milieu variable une stimulation vitale énergétique.

MILIEU INTERNE.

Evolution associée. — Évolution antagoniste. — Les éléments qui se développent au sein d'un système, plongés au milieu d'éléments de même nature, se transforment sans difficulté de manière à produire le tissu propre à la région anatomique dont ils font partie. Sur les confins de deux systèmes, les éléments sont sous l'influence des éléments connexes, qui balance leurs propriétés héréditaires. Si ces dernières sont peu énergiques, si les éléments sont indifférents, l'influence du milieu est prépondérante. C'est ainsi que la moelle se lignifie au contact du bois, et que récipro-

quement le cambium donne au lieu de bois des fibres ou de simples cellules lignifiées au contact de la moelle dans beaucoup de Radiées et de Tubuliflores. C'est ainsi surtout qu'au contact des systèmes des appendices, les tissus indifférents de la tige et en particulier de quelques régions prédestinées comme le péricycle et surtout le cambium deviennent des pièces de raccord entre les systèmes homologues des deux sortes de membres. Enfin si deux systèmes de même nature se rencontrent à un état suffisamment jeune, ils se fusionnent en un seul (insertions des systèmes foliaires ou gemmaires sur ceux de la tige). Dans tous ces cas, les systèmes contigus harmonisent leur développement, il y a évolution associée.

Aux confins de deux régions primaires, les tissus restent normalement étrangers les uns aux autres, et se développent chacun pour son compte. Cette indifférence se change en antagonisme chaque fois que l'un des tissus tend à prendre un accroissement prédominant; et les couches limitantes, accentuant leurs caractères différentiels, deviennent couches protectrices. Par sa nature même, l'épiderme a toujours une limite interne nettement tranchée. Mais c'est surtout aux confins de l'écorce et du cylindre central que nous trouverons un type de tissus à évolution antagoniste. L'endoderme, opposé au péricycle, nous fournira des exemples instructifs de cette réaction des tissus les uns sur les autres, comme d'un facteur essentiel de la différenciation histologique.

APPAREIL CONTENTIF. — *Endoderme*. — L'endoderme, par sa situation aux confins de deux régions à évolution distincte et en quelque sorte antagoniste, se prête on ne peut mieux à l'étude de l'influence du milieu interne sur l'évolu-

tion des systèmes anatomiques. Il en résulte qu'à elle seule cette assise peut, dans bien des cas, donner une idée suffisamment exacte des conditions de milieu interne (et aussi externe, en raison de la corrélation de ces deux ordres d'influences) qui ont présidé à l'évolution de la région considérée.

La différenciation de l'endoderme en assise plissée est très précoce : elle s'effectue avant la naissance du sclérenchyme et de la plupart des systèmes qui ne sont pas de première nécessité pour la vie végétative. Sa production est liée à l'activité génératrice du péri-cycle. Les cadres d'épaississements apparaissent chaque fois que le péri-cycle est capable de se cloisonner et de former des racines, ou plus généralement des tissus dont l'évolution ne s'harmonise pas avec celle de l'écorce. L'assise à plissements met un frein à cette activité : sa production en marque donc le terme. Il en résulte que les plissements sont surtout fréquents dans les tiges à racines, et en particulier les rhizomes, et qu'on les trouve rarement dans les pédoncules. Parfois l'évolution du péri-cycle, tout en restant douée d'une puissante activité, s'harmonise avec celle de l'écorce, et alors il ne s'y produit ni plissements, ni aucune différenciation nette (*Cacalia repens*).

Lorsque le péri-cycle a dès le début une tendance à la sclérose, non seulement il n'empiète pas sur les domaines de l'écorce, mais il suffit à maintenir les tissus plus profonds du cylindre central. De plus il diminue l'activité des échanges nutritifs et des courants osmotiques qui s'effectuent dans la direction radiale à travers les cellules endodermiques et en déterminent l'organisation en assise à plissements. Aussi toutes ces conditions font-elles qu'au contact d'un anneau lignifié, l'endoderme ne possède pas

de plissements échelonnés. Quelques exemples mettront cette règle en relief.

Si nous rappelions que dans l'*Hieracium Pilosella* et quantité d'autres, le rhizome seul possède un endoderme plissé, que dans le *Senecio paludosus* cette structure est propre à la portion submergée, on pourrait attribuer cette différence à des conditions complexes et difficiles à analyser. Voici des faits plus démonstratifs.

Dans le *Santolina Chamæcyparissus*, la tige frutescente possède comme le rhizome un péricycle indemne de sclérose : son endoderme à des plissements dans tout le pourtour.

Dans la tige aérienne d'*Achillea Millefolium*, le stéréome péricyclique est localisé au dos des faisceaux. Nous n'avons jamais observé, comme M. Costantin le décrit dans cette plante, un *anneau ligneux remplaçant dans une tige aérienne âgée un anneau de soutien* qui aurait existé dans une *tige aérienne jeune*. Une telle transformation de tissus adultes est d'ailleurs contraire à tous les principes de l'histogénie. Il est évident que les tiges jeunes et vieilles décrites par M. Costantin sont toutes deux des tiges adultes, mais d'inégale valeur, l'une large, à évolution lente, prise à la base de la plante, l'autre étroite, à évolution rapide, prise près du sommet. Différenciées plus rapidement l'une que l'autre, elles ne sont pas comparables. Les plissements endodermiques n'existent qu'en face des rayons. Au contact du péricycle scléreux, les faces radiales des cellules de l'endoderme sont uniformément subérisées. Cette différence s'observe aussi bien dans la tige florale que dans le stolon ou le rhizome ; et les deux figures données par M. Costantin (fig. 85 et 86 loc. cit.), dont la première est au reste en contradiction avec le texte, sont inexactes à cet égard. Dans de jeunes

tiges souterraines où le stéréome est nul, les plissements sont nets dans toute la périphérie. Nous avons cité au chapitre III, plusieurs Radiées présentant la même particularité.

L'*Artemisia camphorata*, au contraire, nous offre des plissements uniquement au contact des îlots scléreux. Cette apparente exception rentre dans la règle. Si nous examinons une jeune tige au moment où se différencie l'assise à plissements, nous voyons le péricycle indifférent au niveau des rayons médullaires, tandis que, en face des faisceaux, il est le siège d'une active multiplication. Mais ses éléments restent mous, et c'est en raison de ce contact d'éléments non encore sclérosés mais actifs et tendant à empiéter sur son domaine, que l'endoderme se revêt de cadres épaissis.

A la base de la tige aérienne d'*Helianthus tuberosus*, le péricycle était d'abord rhizogène, et cette première période a permis à l'endoderme de produire un réseau d'épaississements. Plus tard apparaissent des îlots scléreux : les épaississements n'en persistent pas moins. Il en est de même dans les portions élevées de certaines tiges croissant dans des lieux humides.

Le *Senecio cordatus*, qui abonde dans les Alpes autour des chalets entre 1,000 et 1,400 mètres, possède aussi les ponctuations typiques au contact du péricycle lignifié, parce que la sclérose, sous l'influence du milieu assez constant, s'est produite tardivement. D'autres espèces voisines vivant dans un air moins saturé d'humidité (*Senecio Cineraria*), tout en présentant les mêmes conditions anatomiques générales, ne possèdent pas un endoderme plissé parce que la sclérose du péricycle y est plus précoce.

Dans le *Zinnia elegans*, le péricycle multiplie ses éléments sur le dos des faisceaux et commence à les épaissir

de très bonne heure avant l'apparition de l'assise à plissements, tandis qu'au niveau des rayons il reste formé d'une seule assise d'éléments mous. Il en résulte qu'au moment où se produit le réseau d'épaississements, le péricycle à un même niveau est scléreux par places (en face des faisceaux); mou dans les intervalles. C'est dans ces dernières zones exclusivement que les cadres d'épaississements se forment. Plus tard la sclérose envahit le reste du péricycle: les plissements n'en restent pas moins nets et localisés à la région qui fait face aux rayons médullaires.

Enfin dans le *Vernonia novæ-boracensis*, les plissements se conservent aussi bien sur le dos des faisceaux qu'en face des rayons, bien que le péricycle soit le siège d'une puissante sclérose.

Ces exemples variés montrent que *la production des cadres d'épaississements est intimement liée à la nature du cylindre central, et en particulier à l'activité du péricycle ou à sa sclérose au moment où les tissus de l'endoderme deviennent adultes.*

Rappelons que cette structure est aussi influencée par le contact des faisceaux foliaires qui traversent la région occupée par lui. On a discuté pour savoir si les faisceaux foliaires trouent ou soulèvent l'assise à plissements. Il est clair qu'ils ne font ni l'un ni l'autre, puisque la condition même de leur raccordement est leur pénétration dans une région où l'endoderme n'est point encore différencié. L'endoderme existe au contact des portions de cylindre des feuilles qui traversent l'écorce de la tige. Seulement il ne se différencie pas en assise plissée sur les faisceaux qui pénètrent très obliquement.

Dans les tiges âgées, les épaississements localisés peuvent disparaître par transformation subéreuse de toute la mem-

brane ou par son incrustation et la superposition d'assises ligneuses à la membrane primitive. Dans le premier cas, un arrêt de développement laisse par places les épaisissements visibles. C'est ce qui arrive, par exemple, quand les cellules endodermiques sont attribuées à une autre fonction incompatible avec l'imperméabilité des parois. Ainsi, au milieu d'une masse d'éléments uniformément lignifiés, les parois endodermiques conservent leurs plissements sur les cellules oléifères (tige aérienne de *Senecio paludosus*). Dans le second, l'absence d'appositions lignifiées peut être déterminée par certaines conditions anormales de milieu interne : voisinage de l'insertion d'un appendice ou d'une cicatrice subéreuse, comme je l'ai indiqué à propos du *Barnadesia*. Dans cette plante, ainsi que M. Mangin (loc. cit.) l'a signalé pour plusieurs Monocotylédones, les réactifs, en détruisant la substance ligneuse, peuvent également montrer la membrane primitive avec un épaisissement subérisé au-dessous des couches ligneuses apposées secondairement.

APPAREIL PROTECTEUR. — La distribution et la puissance des appareils épidermiques (stomates, poils de diverse nature) est plus fortement influencée par le milieu extérieur que par le milieu interne. Pourtant la structure de l'exoderme n'est pas sans relation avec celle de l'épiderme. Grâce à cette prédominance des influences extérieures, les systèmes spéciaux à l'épiderme ne sont balancés que médiocrement par les autres systèmes plus ou moins analogues par leurs fonctions qui se présentent dans les autres régions. Voilà pourquoi il nous suffira de renvoyer au chapitre II, où la distribution de ces systèmes est indiquée.

L'épiderme constitue le seul appareil normal primitif de

protection. Le liège est un appareil protecteur adventif. Nous connaissons les conditions de sa naissance. La subérisation qui envahit certains éléments appartenant à d'autres appareils les rend aussi protecteurs. Cette subérisation est fréquente dans l'endoderme où elle résulte souvent d'une extension de la transformation subéreuse d'abord localisée aux bandes des parois radiales et transverses. Elle peut aussi être primitive et envahir d'emblée toutes les parois (la plupart des tiges aériennes des Tubuliflores et des Liguliflores). L'appareil protecteur se superpose alors à l'appareil contentif ou s'y substitue. L'appareil de soutien joue également un rôle protecteur et doit entrer en ligne de compte dans l'étude du balancement des systèmes protecteurs.

APPAREIL DE SOUTIEN. — Le péricycle possède encore une influence prépondérante sur la distribution du stéréome. Dans les portions souterraines et aquatiques, le péricycle est d'ordinaire rhizogène ou du moins conserve la plupart des qualités anatomiques liées à cette fonction; le stéréome lui est constamment étranger ou l'envahit tardivement. Le bois, grâce à son puissant développement, constitue le plus souvent un appareil de soutien suffisant, d'autant plus que les portions vivant dans un milieu fixe comme la terre ou l'eau ont un support naturel qui leur permet de vivre sans un squelette aussi résistant.

Il y a d'ailleurs plusieurs cas à distinguer à cet égard dans les tiges souterraines et aquatiques aussi bien que dans les tiges aériennes. Le plus souvent la tige aérienne se dresse et ne pourrait résister sans un appareil de soutien puissant, mais les stolons, tout en restant à l'air, ont la terre pour support; aussi les voit-on, même dans un milieu

aride, rapprocher leur structure de celle des rhizomes. Il faut tenir compte de ce fait aussi bien que de l'état hygrométrique supposé plus élevé au niveau du sol.

Parmi les tiges souterraines, certaines supportent la tige végétative qui n'en est que la partie supérieure et émergée. Ces rhizomes, malgré le milieu constant qui détermine en eux la structure propre à un tel milieu, développent leur bois au point que, dans son ensemble, l'appareil de soutien y possède une masse plus grande que dans aucune portion aérienne. Il en est de même des tiges aquatiques de *Pulicaria dysenterica*, *Senecio paludosus*, etc. Au contraire, les rhizomes rampants se rapprochent, en l'exagérant, du type des stolons; leurs tissus sont soutenus par le sol et n'ont rien à supporter. Ce fait est particulièrement sensible dans les tubercules qui sont, au point de vue mécanique, de véritables appendices suspendus aux tiges souterraines. C'est chez eux que l'appareil de soutien se réduit à sa plus simple expression. Mais il ne serait certainement pas logique de comparer un tubercule de Topinambour à la hampe florale de la même plante. Cette distinction essentielle n'a pas été suffisamment marquée par les auteurs qui ont comparé les tiges aériennes aux tiges souterraines.

Un véritable stéréome se produit sous forme d'îlots scléreux entourant la face médullaire du bois dans les tiges aquatiques ou souterraines citées plus haut; la moelle se lignifie dans le *Gnaphalium*; le stéréome peut se former au sein même des faisceaux ligneux (*Arnica montana*). Jusqu'ici nous avons vu le péricycle indemne. Dans les parties aériennes où les éléments perdent de plus en plus leur vitalité personnelle, la sclérose l'envahit d'abord partiellement au niveau des faisceaux, puis dans toute la périphérie, et de là s'étend parfois à l'endoderme et à une partie de

l'écorce. La moelle lignifie aussi ses éléments, mais les épaissit peu. Une vue d'ensemble montre les tissus de soutien progresser graduellement vers l'extérieur à mesure qu'on s'élève dans les régions où le péricycle perd ses propriétés génératrices (fig. 46 et 47). Il en résulte que dans les portions les plus élevées et les plus exposées au vent et autres agents qui menacent la tige de rupture, l'appareil de soutien est, dans son ensemble, toujours plus extérieur; l'épaisseur de la moelle augmente, celle de l'écorce diminue. De là cette conséquence intéressante au point de vue mécanique : que l'appareil de soutien constitue une *colonne pleine* dans les régions souterraines et une *colonne creuse* dans les parties élevées, ce qui rend la tige bien plus résistante avec la même quantité de matériaux. Pour réaliser cette disposition générale, divers systèmes de soutien se superposent ou se substituent dans la tige. En voici quelques exemples.

Dans une tige aérienne de *Cenia pruinosa*, la sclérose est, à la base, localisée à la région ligneuse des rayons médullaires. Dans le pédoncule elle n'existe que dans le péricycle dont elle occupe toute la périphérie. Si l'on examine les portions moyennes, on voit en descendant le stéréome disparaître du péricycle en face des rayons, mais se conserver encore sur le dos des faisceaux, et de là s'étendre latéralement jusqu'à la zone génératrice où il se raccorde avec le système ligneux. Ce dernier s'accroît rapidement, tandis que celui du péricycle s'en isole, se réduit, et se cantonne en face des faisceaux pour disparaître un peu plus bas. Enfin à la base le bois augmente, et dans le rhizome le stéréome a disparu, le bois le suppléant physiologiquement. Dans certains pédoncules où l'anneau scléreux, ligneux ou péricyclique, ne se constitue pas, un tissu de soutien d'une

autre nature apparaît plus extérieurement encore, ou du moins y devient plus puissant, c'est le collenchyme hypodermique (*Tragopogon pratensis*, beaucoup de *Tubuliflores*, etc.).

L'*Hieracium Pilosella* qui possède des tiges croissant dans des conditions de milieu très variées offre un intérêt spécial pour l'appréciation des influences extérieures sur le développement du stéréome. M. Costantin a déjà choisi cette plante au même point de vue. Dans un article étendu, cet estimable auteur a donné des descriptions exactes ; mais chaque variété de tige ne présente pas un type aussi constant qu'on le croirait d'après ces données. Ainsi sur deux pédoncules pris l'un et l'autre au moment de l'anthèse, dont l'un ne mesurait pas plus de 5 centimètres, tandis que l'autre en atteignait 18, nous avons trouvé des différences de structure dans les niveaux correspondants. Celui de 18 centimètres répond à peu près, à la base, à la description de M. Costantin. Au sommet, il y a un stéréome plus abondant ; dans l'autre pédoncule qui est plus large, le stéréome est très réduit à la base et au sommet. Nous pensons donc que, dans les descriptions comparatives de cette nature, il est indispensable de préciser l'âge et l'aspect de la partie examinée, ainsi que sa situation à la base ou au sommet.

Chez le *Picris hieracioides*, sur une seule coupe pratiquée dans la région où une tige ascendante se redresse, nous avons constaté dans la moitié tournée vers la terre l'assise génératrice produisant un arc de tissus secondaires normaux, et le stéréome pérycyclique presque nul ; tandis que l'autre moitié avait un cambium avorté à produits purement scléreux, et des fibres pérycycliques abondantes.

Nous compléterons l'histoire de ces substitutions par

l'étude de tiges qui vivent, partie dans l'eau, partie à l'air.

Pulicaria dysenterica. — Partie souterraine. Bois puissant; péricycle formant seulement d'insignifiants ilots scléreux sur le dos des faisceaux. En s'élevant on rencontre des parties submergées. Elles diffèrent peu des précédentes; les fibres péricycliques se multiplient. Lorsqu'on arrive aux portions aériennes, on trouve un anneau ligneux moins large, les ilots fibreux puissants. Enfin au sommet, les faisceaux sont isolés et pourvus chacun d'une gaine scléreuse dont la portion péricyclique est la plus épaisse. Ces changements s'accompagnent d'une réduction de l'écorce qui, lacuneuse à la base, forme au sommet une bande étroite et pauvre en méats, et d'une extension de la moelle à mesure que le bois se réduit.

SENECIO PALUDOSUS. — Tige aquatico-aérienne de 1 m. 50 environ, et fleurie (les 18 centimètres inférieurs sont dans l'eau).

Portion submergée. — Cette portion est à peu près cylindrique, elle a 2 centimètres de diamètre. A 10 centimètres au-dessous de la surface de l'eau, le parenchyme cortical est fortement lacuneux, et limité extérieurement par 2-3 assises subérisées. Toutes les cellules de l'endoderme présentent des cadres d'épaississements. Ces punctuations, fort rapprochées de la face interne, sont allongées, sans renflement aussi net que dans la racine, et se colorent seules par la fuchsine. Les canaux oléifères sont isolés, localisés au dos des faisceaux et entourés de cellules (généralement 4) plus petites que celles de l'endoderme. Ces quatre cellules sont oléifères, aussi bien les deux internes qui sont pourvues de plissements que les deux autres. Un grand nombre de cellules endodermiques sont cloisonnées tangentiellement: les cellules ainsi formées n'arrondissent pas leur face de contact, et restent intimement unies sans laisser de méats entre elles. Sur la face dorsale des faisceaux les plus développés, on observe un groupe de cellules sclérosées qui occupent toute l'épaisseur du péricycle. Les faisceaux moins développés

sont dépourvus de tout stéréome ou munis d'un petit nombre d'éléments lignifiés séparés de l'endoderme par une assise de cellules à parois minces. En face des rayons, le péricycle reste formé d'une seule assise de cellules. C'est la rangée suivante du cylindre central qui, par des cloisonnements tangentiels répétés, forme les arcs cambiaux qui relient les arcs générateurs des faisceaux.

Portion aérienne. — Le diamètre diminue sensiblement dans la première partie de la région émergée ; à 5 centimètres au-dessus de l'eau, il n'a plus que 14 millimètres. Cette portion s'est formée sous l'eau et s'en est éloignée par suite de l'accroissement intercalaire. La structure de cette région diffère peu de celle de la précédente. L'écorce est également lacuneuse. Le cloisonnement tangentiel des cellules de l'endoderme est ici l'exception. Les cadres d'épaississements existent, mais moins nets. L'appareil sécréteur est identique. La lignification de la moelle est plus avancée. L'assise génératrice intralibérienne est continue ; les rayons médullaires très étroits sont formés d'éléments puissamment épaissis et lignifiés. Les faisceaux scléreux péricycliques ne sont pas plus étendus que dans la région précédente.

Dans les parties plus élevées de la tige principale, on retrouve les mêmes caractères. Seulement les ponctuations de l'endoderme deviennent toujours moins nettes et font place à une infiltration subéreuse de la paroi radiale dans toute sa longueur. Les plissements demeurent plus longtemps reconnaissables sur les cellules oléifères qui ne lignifient pas leurs membranes.

Rameaux. — Dans les rameaux qui se sont développés hors de l'eau et loin de l'eau, le parenchyme cortical ne possède plus de vastes lacunes. Sous l'épiderme, muni d'une cuticule assez épaisse, il y a, principalement au niveau des côtes, une puissante assise collenchymateuse, tandis que dans les autres portions les éléments sont arrondis, à parois minces, gorgés de chlorophylle et circonscrivent de petits méats. L'endoderme n'est plus ponctué, mais vaguement infiltré de lignine. L'appareil oléifère s'enfonce dans le faisceau scléreux qui entoure sa moitié interne. L'écorce est très réduite.

Tige très jeune, submergée. — Aucune lignification autre que celle du bois. Subérisation des assises les plus externes de l'écorce. Cellules oléifères isolées dans l'écorce et ne différant pas morphologiquement des cellules de parenchyme. Canaux opposés aux faisceaux comme dans les tiges précédemment décrites. Dans le reste

du pourtour, les cellules corticales internes sont le siège d'un actif cloisonnement tangentiel. Les plissements n'ont pas encore apparu. On trouve de l'amidon dans 2-3 rangées. Le péricycle est formé partout d'une seule épaisseur de cellules.

Ces différences qui caractérisent les diverses régions d'une même tige se retrouvent d'une plante à l'autre dans les seules tiges aériennes.

Dans l'appareil de soutien, c'est tantôt le bois, tantôt les tissus sclérosés qui prédominent. Il est rare que ces derniers fassent totalement défaut ; mais le développement du bois secondaire et du stéréome peuvent n'être pas contemporains, et de la précocité de l'un ou de l'autre, jointe à la différenciation de l'endoderme qui en dépend directement, résultent certaines particularités dans l'aspect de la tige.

A. — La sclérose ligneuse et celle des îlots péricycliques sont toutes deux précoces. Elles s'équilibrent ; le liber reste au milieu ; l'endoderme et la limite de la zone ligneuse sont tous deux sinueux : *Zinnia elegans*, *Senecio Cineraria*, *Achillea filipendula* ; *Sonchus tenerrimus*, *Prenanthes purpurea*, *Mulgedium albanum*. La même disposition est présentée par le *Cichorium Endivia*, bien que le péricycle, au lieu de donner du stéréome, s'épuise dans la production d'abondants laticifères : dans ce cas la résistance de l'endoderme suffit à balancer l'action du bois.

B. — L'anneau ligneux se développe d'abord, les îlots péricycliques se forment ultérieurement. Le liber est refoulé vers l'écorce. L'endoderme est très sinueux : *Andryala sinuata*, *Scorzonera hispanica*, *Tragopogon pratensis* ; *Taraxacum officinale*, *Urospermum Dalecampii*, *Helminthia echioides*, *Cichorium Intybus*, *Mulgedium Plumieri* ; *Helianthus tuberosus*, *Senecio cordatus*, *Balsamita vulgaris*, *Helichrysum angustifolium*. Dans l'*Urospermum*

Dalecampii, cette disposition est exagérée au point que le bois des faisceaux primaires eux-mêmes fait en partie saillié dans la région corticale. Dans l'*Andryala sinuata* où le liber fait dans les portions élevées des tiges une énorme saillie vers l'écorce, et dans le *Tolpis barbata* où le liber a aussi une tendance à empiéter sur cette région, l'endoderme se différencie en assise plissée uniquement sur le dos de ces groupes libériens, tandis qu'à la base où tout le péricycle a une activité uniforme, cette assise est continue. Les cadres d'épaississements sont au reste très gros; vus en coupe, ils paraissent fortement renflés, et occupent plus du tiers de la paroi qui les porte.

C. — Le stéréome est d'abord localisé dans le péricycle. Tout le liber est refoulé en dedans; l'endoderme forme une gaine régulière sans sinuosités; *Picris hieracioides*, *Hypochæris radicata*, où le stéréome ligneux se forme tardivement et se raccorde avec celui du péricycle; *Chrysanthemum segetum*, *Tripolium vulgare*, *Stenactis annua*, *Hieracium aurantiacum*, *Lapsana communis*, *Chondrilla juncea*. Le résultat est le même; que le cambium vienne former de puissantes assises ligneuses (*Picris*, *Hypochæris*), ou que la sclérose reste localisée au péricycle et envahisse la moelle par propagation (*Arnoseris* à la base). Dans l'*Antennaria dioica* les faisceaux sont fermés, le stéréome péricyclique continu et abondant; dans le rhizome, le cambium est continu.

D. — Le stéréome est surtout développé dans le péricycle, localisé aux côtes au moins primitivement et y forme de puissantes saillies. L'endoderme est fort sinueux: *Artemisia camphorata*, où le cambium a produit du liber mou à peu près sur tout le pourtour et très peu de stéréome ligneux.

D'autre part, en l'absence de tout stéréome péricyclique. (pédoncules d'*Helminthia*), l'endoderme renforcé par le collenchyme cortical conserve son pourtour circulaire, et suffit à maintenir le liber qui semble s'enfoncer dans le bois.

E. — Si le péricycle est épais, et conserve ses éléments mous, l'endoderme puissant ne sera pas influencé par la lignification du bois et restera dépourvu de sinuosités. D'autre part la limite de la zone ligneuse pourra n'en présenter que de peu apparentes, le tissu mou du péricycle laissant le liber se développer au milieu de son épaisseur. Voilà comment, dans le *Lactuca virosa*, avec une lignification localisée dans le bois, le contour de l'endoderme est circulaire, et celui du bois peu sinueux.

Les FAISCEAUX FERMÉS sont tous plongés dans la moelle épaissie et lignifiée des rayons qui entourent leurs faces interne et radiales : *Achillea filipendula*, *Helenium tenuifolium*. Assez fréquemment chaque faisceau isolé s'entoure d'une gaine de sclérenchyme formée, du côté externe où elle atteint la plus grande épaisseur, par le péricycle, et sur les faces radiales et interne par segmentation de quelques cellules médullaires : *Artemisia spicata*. Elle peut s'interrompre sur la face interne : *Leontodon hispidum*. Cette gaine, comme nous l'avons vu, englobe souvent tout le cercle des faisceaux : base des tiges aériennes d'*Arnoseris*.

Une disposition analogue se réalise dans les tiges pourvues de cambium. Chez l'*Hypochaeris radicata* (tiges végétatives aériennes), le cambium produit un arc libérien en dehors, du sclérenchyme en dedans. Sur les flancs du faisceau, les cellules péricycliques s'épaississent et se lignifient de manière à raccorder le massif extralibérien au sté-

réome ligneux, et à entourer tous les faisceaux principaux d'une gaine scléreuse totale. Le stéréome péricyclique au reste ne se prolonge pas sur le dos des groupes secondaires du liber. Cette sclérose s'étend aux cellules de l'endoderme : *Helenium mexicanum*, ou même envahit une portion de l'écorce, de façon à en rendre les limites difficiles à marquer : *Homogyne alpina*. Chez *Centaurea Scabiosa*, *Inula Helenium*, *Carthamus tinctorius*, et sur les tiges d'*Aronicum scorpioides* développées dans un milieu suffisamment sec, cette sclérose est si prononcée et si semblable à celle du péricycle que les canaux oléifères finissent par être plongés au sein du stéréome, et restent seuls pour jalonner les limites de l'écorce et du cylindre central. Enfin dans l'*Hieracium virosum*, la sclérose envahit le plus grand espace possible. Outre le parenchyme interligneux et le péricycle transformés intégralement en fibres, elle s'annexe tout le cambium qui se transforme en bois secondaire, le parenchyme interlibérien, la moelle, l'endoderme, et les assises internes de l'autoderme transformées en cellules lignifiées. Du côté de l'écorce la sclérose débute en face des rayons médullaires, et laisse à l'endoderme le temps de devenir adulte sur le dos du péricycle extralibérien. Elle n'envahit alors que les cellules autodermiques internes. De cette façon, la tige, à part les couches les plus superficielles, forme une masse lignifiée dans laquelle restent celluloses les membranes des éléments propres du liber, et en certains points opposés aux faisceaux quelques cloisons de l'endoderme, minces, se chiffonnant facilement, le plus souvent pourtant infiltrées de subérine. Dans cette masse lignifiée, les éléments conservent leur structure cellulaire, fibreuse, vasculaire, leurs dimensions respectives, leur contenu (laticifères), et peuvent toujours être définis.

anatomiquement ; c'est seulement entre la région ligneuse et la région médullaire, et par suite de l'unité anatomique de ces deux régions que l'évolution des éléments est commune et la limite parfois impossible à trancher.

Dans bien des cas, les cellules médullaires conservent leurs dimensions au contact des faisceaux ; elles sont alors faciles à distinguer malgré leur contact avec les fibres opposées aux faisceaux. Le *Gnaphalium supinum* (fig. 11), nous en offre un exemple. Même structure dans le *Leontopodium alpinum*, *Homogyne alpina*, *Bellis perennis*.

Remarque.—Tous ces types se rapportent à un développement moyen et varient avec l'habitat de la plante aussi bien qu'avec la portion considérée. Il suffit que le stéréome augmente pour que le bois perde sa prépondérance et réciproquement. Dans la tige de *Pyrethrum sinense*, par exemple, on trouve à la base l'endoderme peu sinueux ; au sommet, au contraire, c'est la limite du bois qui est à peu près plane, et le liber rejeté vers l'écorce avec le puissant massif de sclérenchyme.

Résumé.—Le stéréome des tiges aériennes comprend deux systèmes essentiels, le stéréome pérycyclique, le stéréome ligneux. Le premier est le plus constant. Il consiste en amas fibreux disposés sur le dos des faisceaux libériens, s'y localisant ou gagnant de proche en proche tout le pérycycle. Le stéréome ligneux est beaucoup moins constant, le cambium ne se formant pas dans la plupart des pédoncules et dans beaucoup de tiges végétatives, et donnant du bois régulier dans quelques autres, surtout à la base. Du stéréome cambial et à son défaut du stéréome pérycyclique ou du bois, l'épaississement et la lignification des mem-

branées s'étendent à la moelle. Quand le cambium générateur de tissu scléreux confine au péricycle épais, les deux systèmes se confondent en un seul; s'il en est séparé par une assise de liber, ils peuvent rester entièrement distincts. Souvent ils se raccordent par de nombreuses anastomoses formées aux dépens du péricycle entre les îlots libériens ou par des fibres libériennes qui réunissent le stéréome péricyclique, soit au bois, soit au stéréome ligneux. La sclérose peut se propager du péricycle à l'endoderme et à une portion plus ou moins considérable de l'écorce. Enfin, le collenchyme cortical vient compléter les tissus de soutien. Il est surtout abondant dans les portions élevées de la tige.

L'APPAREIL CONDUCTEUR nous est connu par l'étude de l'appareil de soutien dont le bois fait partie, aussi bien que le stéréome.

APPAREIL SÉCRÉTEUR. — L'appareil sécréteur se compose de divers systèmes homologues ou hétérologues qui se balancent dans la tige et sont balancés eux-mêmes par ceux des autres membres. Exceptionnellement, la plante est dépourvue de tout appareil sécréteur, même dans la racine (*Barnadesia rosea*). Nous avons cité bon nombre de plantes dont la tige ne possède au sein de ses tissus aucun tissu sécréteur; les poils glanduleux en jouent seuls le rôle. Encore peuvent-ils être fort réduits (*Gnaphalium supinum*).

Outre les poils glanduleux et les cellules parenchymateuses ordinaires, qui renferment de l'huile essentielle mais ne constituent pas un système anatomique distinct, l'appareil sécréteur des tiges des Composées comprend des cellules sécrétrices anastomosées en réseaux (Liguliflores), des cellules sécrétrices isolées (Tubuliflores) des canaux

oléifères (Radiées; Tubuliflores, Ambrosiacées). Les laticifères des Liguliflores n'ont jamais été rencontrés dans la tige associés à l'un des autres systèmes. Ceux-ci au contraire se superposent fréquemment l'un à l'autre.

Laticifères réticulés. — Leur parcours n'étant influencé par aucun balancement est sous la dépendance exclusive de la nature du péricycle. Dans la racine où le péricycle est rhizogène, les laticifères sont indépendants à son égard; ils sont localisés dans le liber. Dans les tiges sans racines ils occupent la zone externe du péricycle à la période primaire. A la période secondaire, le péricycle n'augmentant pas d'épaisseur dans la même proportion que le liber, et se sclérosant, c'est dans le liber secondaire que se développent les nouveaux laticifères formés à cette époque. Les tiges à racines présentent la disposition que nous avons décrite dans l'*Hieracium Pilosella*. Les laticifères existent non seulement à la place habituelle, puisque sur le dos des faisceaux le péricycle n'est pas rhizogène; mais ils existent aussi dans le liber des faisceaux qui donnent insertion aux racines. La disposition est la même à l'insertion des racines latérales qu'à celle de la racine terminale. Pendant une certaine étendue, on voit les systèmes sécréteurs du membre appendiculaire superposés à ceux qui sont propres à la tige; et c'est à ces niveaux qu'ils s'unissent par des anastomoses à travers le parenchyme libérien, principalement à travers les cellules minces qui bordent latéralement les faisceaux de liber. Les laticifères qui entourent le liber médullaire constituent un système indépendant de ceux du péricycle et du liber normal.

Cellules sécrétrices isolées. — Leur parcours est encore

plus simple puisqu'elles n'existent que dans la tige et qu'il n'y a pas de raccord avec un système radical homologue. Nous avons décrit leur origine dans le *Silybum Marianum*. Leur situation est la même que celle des laticifères. Un système médullaire se développe dans quelques Tubuliflores, comme le *Cirsium oleraceum* où les cellules sont séparées de la face interne du bois par un massif d'éléments mous accolés à cette face, mais dépourvus de tubes criblés.

Canaux oléifères. — Balancés par le système précédent, les canaux oléifères manquent aux tiges aériennes de plusieurs Tubuliflores lacteuses. En général les canaux oléifères se développent davantage dans les portions souterraines, les laticifères dans les portions aériennes. C'est dans les racines seulement que des canaux oléifères ont été rencontrés chez les Liguliflores. Dans les feuilles, les laticifères acquièrent parfois une grande puissance. Ce rapport est visible dans une même tige chez les Tubuliflores. Ainsi dans le *Carlina acaulis*, var. caulescens, le rhizome possède, avec de petites cellules à latex, d'énormes canaux corticaux, et d'autres médullaires non moins puissants. La tige florale ne possède plus que d'étroits canaux endodermiques et des cellules à latex bien développées.

Toutes les plantes pourvues de canaux sécréteurs en ont dans l'endoderme ou dans les portions de l'écorce issues des segmentations de l'endoderme avant sa différenciation. A ce système s'en ajoute un autre dans la moelle. Il est toujours indépendant du premier et n'en entraîne pas la réduction. Il en est de même du système libérien de l'*Ambrosia*. Les tiges florales d'*Artemisia Absinthium* sont dépourvues de canaux médullaires, tandis que les grosses

tiges végétatives en possèdent : ils s'y forment de bonne heure. Ce n'est donc pas là une question d'âge, mais une question en rapport avec la rapidité de l'évolution. Les tiges florales, vite adultes, ne s'épaississent pas. Les tiges végétatives, où la multiplication des éléments est plus active dès le début, ont une large tige, et un appareil sécréteur multiple.

Nous connaissons le raccord des canaux oléifères de la tige avec ceux de la racine, nous savons qu'il n'est pas constant.

L'abondance des canaux oléifères dans le liber secondaire prédomine dans les rhizomes.

RÉCAPITULATION

L'examen des divers systèmes a montré que leur répartition est déterminée en grande partie par la nature des éléments en contact avec eux au moment où ils deviennent adultes. Les éléments influent donc sur leur organisation respective ; et cette action du milieu interne a les liens les plus étroits avec celle du milieu extérieur.

Chez les plantes, ces actions histogéniques extérieures ont une plus grande puissance que chez les animaux, parce que la plante est une unité moins parfaite que l'animal, et que ses éléments y conservent une plus grande activité individuelle. Mais ces règles, plus faciles à dégager de l'étude des végétaux où le facteur qui les masque chez les animaux (système nerveux centralisateur) est normalement éliminé, ces règles, dis-je, s'appliquent aussi bien à l'histogénèse animale. Et c'est en particulier dans l'étude des *néoplasies* qu'elles pourront rendre service, parce que, là, les tissus

ont de la tendance à se soustraire à l'action dirigeante qui fixe le mode de différenciation de tout élément né en lieu normal, en temps normal, avec une forme normale.

L'action des milieux interne et externe sur la différenciation anatomique peut se définir ainsi :

1° Une action modérée des conditions extérieures rend la vitalité d'un élément plus puissante et plus prolongée. Cela se traduit par un plus grand développement des systèmes conducteurs qui entretiennent cette activité et des systèmes sécréteurs qui en dépendent. En dehors de ces systèmes essentiels, les tissus passifs sont très réduits ; le tissu scléreux n'apparaît que tardivement ; le parenchyme reste mou et actif. — 2° Si cette stimulation extérieure reste au-dessous d'un certain minimum, les matériaux s'accumulent et les éléments restent mous sans se différencier (tubercules). — 3° Si elle s'élève au point d'être révulsive, la différenciation anatomique progressant plus vite que les apports nutritifs, l'évolution est rapide ; les éléments générateurs se transforment de bonne heure en éléments séniles et meurent.

Voilà pourquoi les portions aquatiques ou souterraines ont en général un bois, un liber, un parenchyme, un appareil sécréteur plus puissants que les tiges aériennes, et que celles-ci, pourvu qu'elles reçoivent assez de matériaux nutritifs pour vivre un certain temps, ce qui ne fait défaut que dans divers pédoncules, emploient immédiatement ces matériaux à s'épaissir et à se scléroser ; tandis qu'il y a des tiges souterraines gorgées de matériaux, mais incapables de les employer, qui ne deviennent jamais adultes.

CHAPITRE IX

Conclusion.

Valeur taxonomique des caractères anatomiques.

SUBORDINATION DES CARACTÈRES

CARACTÈRES DOMINATEURS.—Dans les classifications actuellement en usage, les familles sont fondées sur les caractères floraux, et c'est à peu près exclusivement par ces caractères que l'on juge des affinités. Tel étant le point de départ, on est porté à apprécier la valeur des autres caractères d'après leur fixité relativement aux caractères floraux.

Les caractères de la fleur répondent-ils en réalité aux affinités naturelles ? On ne peut l'affirmer a priori. Puisque ce sont eux qui ont été pris pour base des classifications dites naturelles, ce serait faire une pétition de principe que de juger de leur valeur à leur constance. Pour que leur valeur soit bien démontrée, il faudrait établir que l'ensemble des autres caractères présente une certaine fixité dans les groupes fondés sur eux et varie avec eux.

Une telle concordance existe dans la famille des Ombellifères. Si nous prenons les caractères anatomiques essentiels : systèmes sécréteurs, course des faisceaux, insertion des

feuilles et des bourgeons, inflorescence, nous trouvons en eux une uniformité égale à celle des caractères tirés de la fleur. On peut donc considérer les Ombellifères comme une famille naturelle. Mais il n'est pas légitime de déduire cette parenté plutôt de la fleur que des caractères anatomiques.

Les Composées sont une famille naturelle au sens de la définition vulgaire ; par la fleur c'est un groupe fort homogène. C'est une famille subdivisible en quelques sous-familles (ou tribus) : Tubuliflores, Radiées, Ambrosiacées, Labiatiflores, Liguliflores ; et il en est peu d'aussi nettement définies par ces caractères.

Il ne serait pas logique de déduire de notre mémoire la place qui doit être assignée aux Composées dans l'ensemble des végétaux. Pourtant on peut avancer sûrement que les caractères anatomiques révèlent une parenté plus proche de certaines tribus des Composées avec d'autres familles, que de ces tribus entre elles. Pour n'en citer qu'un exemple, les Liguliflores ont des affinités évidentes avec les Lobéliacées ; et si l'on avait pris pour point de départ des classifications les caractères anatomiques, il est fort possible qu'un groupement réunissant ces plantes et démembrant les Composées présenterait une plus grande fixité dans l'ensemble des caractères que le groupement floral.

Nos recherches sur cette vaste famille, tout incomplètes qu'elles sont, suffisent à démontrer qu'il n'y a pas en elle un seul caractère anatomique absolument constant. La valeur taxonomique des caractères anatomiques est en raison inverse de leur importance physiologique et de leur adaptabilité au milieu (Van Tieghem, Vesque). En tête, nous trouvons l'appareil sécréteur, et dans cet appareil les systèmes profonds, les poils glanduleux étant beaucoup plus

impressionnés par le milieu. Voici les caractères les plus fixes dans la famille :

1° Toutes les Composées présentent soit des laticifères, soit des canaux oléifères, au moins dans leur racine. Ils ont une situation fixe dans chaque membre.

Exception : *Barnadesia rosea*.

2° Les laticifères réticulés d'une part, les canaux oléifères de l'autre caractérisent des groupes distincts.

Exceptions : *Scorzonera*, *Scolymus*, qui ont les deux systèmes superposés dans la racine.

3° Absence de canaux oléifères dans le liber primaire.

Exception : *Ambrosia trifida*.

4° Absence de cristaux d'oxalate de chaux.

Exception : *Cacalia repens*.

5° Absence de cellules mécaniques dans l'écorce.

Exceptions : *Stiftia chrysantha* (tiges), *Senecio Cineraria* (rhizome), *Anacyclus Pyrethrum* (racine).

6° Feuille dépourvue de stipules.

Exception : *Barnadesia rosea*.

Voilà un ensemble de caractères dont chacun a la même fixité que les caractères floraux ; mais pas un seul ne cadre parfaitement avec ces derniers. Le *Barnadesia rosea* en particulier n'a rien d'une Composée que sa fleur. La structure de l'endoderme l'éloigne même de la plupart des Dicotylédones. D'autres Labiatiflores au contraire (*Stiftia chrysantha*) se rapprochent des Radiées.

Il est donc logique de conclure avec M. Van Tieghem que l'établissement de familles basées sur des caractères tirés de l'organisation florale n'est qu'une première approximation du problème que poursuit la méthode naturelle (1).

(1) Ph. Van Tieghem. Recherches sur la structure des Aroïdées. Ann. Sc. nat. Bot., 5^e sér., t. VI, 1866, p. 73.

CARACTÈRES SECONDAIRES. — D'autres caractères tirés de l'appareil végétatif, sans embrasser un aussi vaste ensemble que les précédents, circonscrivent dans la famille des groupes qui ont une parenté évidente.

A. Plusieurs Tubuliflores évidemment voisines possèdent des cellules renfermant, soit du latex, soit de l'oléo-résine, et courant, sans s'anastomoser, dans le péri-cycle de la tige.

B. Le liber médullaire caractérise un petit groupe naturel dans les Liguliflores. Sa présence confirme les relations établies par les caractères extérieurs. De plus sa présence ou son absence permet de trancher des questions litigieuses. Par exemple : les affinités des *Mulgedium* sont assez obscures. La plante désignée par de Candolle sous le nom de *Mulgedium Plumieri* était un *Sonchus* pour Linné ; il est devenu un *Lactuca* dans la flore française de Grenier et Godron. Plusieurs flores récentes (1) lui conservent ce nom. L'absence du liber médullaire nous fait rendre un nouvel hommage à la sagacité de Linné. La plante s'éloigne par là des *Lactuca* et se rapproche des *Sonchus*. Les affinités du genre *Mulgedium* se trouvent mieux marquées par ce caractère anatomique important. Le *Mulgedium albanum* est également dépourvu de liber médullaire.

C. Nous avons vu la structure des poils présenter une grande constance dans des plantes dont la parenté est évidente, en particulier les poils protecteurs des *Atemisia*, les poils glanduleux des *Radiées*, etc. L'orientation de leurs cloisons constitue peut-être un caractère moins adaptatif encore. Mais remarquons à ce propos l'insuffisance des classifications micrographiques basées sur un petit nombre de

(1) Le Maout et Decaisne. Flore des jardins et des champs. — Ducommun. Schweiz. Botaniker, 1881, etc. — Remarquons que, dans la Flore de Lorraine, M. Godron lui rend le nom linnéen.

caractères seulement, comme on l'a fait presque toujours jusqu'ici dans les ouvrages composés en vue des applications médicales, puisque les caractères que l'on donne comme essentiellement spécifiques, tels que la structure des poils, se trouvent avec une grande uniformité dans des groupes parfois étendus, et par conséquent en dehors des listes de plantes utiles ou nuisibles.

D. Les stomates des Composées n'ont pas un système spécial de cellules annexes comme ceux de certaines familles. Leur situation radiale n'est pas sans valeur, puisqu'elle peut donner une idée approchée de la structure de l'écorce. On sait que les paléontologistes ont eu à déterminer des plantes d'après la cuticule. Dans des cas analogues, la connaissance des relations qui unissent les caractères anatomiques des stomates et de l'écorce est susceptible d'applications.

CARACTÈRES TRADUISANT INDIFFÉREMMENT LES AFFINITÉS ET LES INFLUENCES DE MILIEU.

Concrescence. — Il est un autre ordre de caractères anatomiques dont la valeur doit être discutée avec soin, parce que les caractères de même nature qui existent aussi bien dans la fleur sont de ceux sur lesquels reposent pour une grande part les classifications ordinaires; je veux parler de la réaction réciproque des pièces contiguës et de leur concrescence.

Pas plus dans les caractères anatomiques que dans les phénomènes biologiques, quels qu'ils soient, il n'y a d'unités ni de divisions nettement limitées. La cellule qui fait partie d'un être supérieur est incapable de continuer à vivre

si elle est isolée. Les membres se comportent de même, et, plus un être occupe un rang élevé, plus en lui l'unité morphologique, comme l'unité biologique est d'ordre supérieur. Cette règle est admise pour la fleur : les Gamopétales, où toutes les feuilles de la corolle s'unissent en un membre complexe, sont considérées comme bien supérieures aux Dialypétales les plus voisines. Un degré plus grand de perfection est atteint lorsque, dans une fleur, chaque partie composante devient l'équivalent, non plus d'une simple feuille, mais d'une fleur tout entière, et que dans cette fleur qui est celle des Composées, les éléments floraux, plus ou moins modifiés suivant le rôle qui leur est assigné dans le complexe, prennent respectivement la situation qui, dans une fleur ordinaire, est occupée par une simple feuille.

De même qu'il y a des plantes gamopétales, il y a des plantes *gamophylles* et *gamogemmes*. Une feuille de rhizome de *Nardosmia* est l'équivalente d'un verticille ; un de ses bourgeons vaut une série de bourgeons. Dans les feuilles agrégées de *Nardosmia*, les nervures latérales équivalent aux nervures médianes des feuilles simples. Les mêmes transitions s'observeront sans doute entre les feuilles ordinaires recevant par exemple un faisceau médian et deux latéraux, et les feuilles uninervées. On voit en effet les plantes vasculaires inférieures posséder une seule nervure médiane (lycopodes, gymnospermes) ou plusieurs nervures dont aucune n'est prédominante.

Ces soudures sont évidemment sous l'influence des milieux, puisque dans une même plante, nous voyons varier le nombre des nervures de la feuille (Absinthe), et que, suivant le point considéré, les bourgeons sont libres ou agrégés (*Nardosmia*). Pourtant ces caractères se produisent avec fixité dans certains groupes (la plupart des Monoco-

tylédones sont gamophylles ; toutes les Ombellifères sont gamogemmes).

La course des faisceaux est un caractère susceptible de fixité. Nous avons vu un type très répandu chez les Radiées, un autre chez les Tubuliflores. De plus des variations qui semblent extérieurement considérables laissent découvrir des relations à un examen attentif. De ces dispositions dépend probablement la susceptibilité d'une conrescence dans certaines circonstances. Il faut encore des recherches étendues avant d'arriver à une conclusion définitive sur la valeur de ces caractères ; mais il est certain dès à présent qu'ils ne sont pas indifférents.

Substitutions. — Les fusions de membres s'opèrent de façons très diverses, et s'accompagnent habituellement de réduction, la lutte pour l'existence excluant du territoire commun tout ou partie de l'un des deux membres, de sorte que la soudure ou la superposition fait place à une véritable *substitution*. Pour juger de la complexité du problème, il est particulièrement intéressant de voir des membres de différente nature contribuer à constituer des sortes de membres hybrides. Nous trouvons une progression continue. Au degré le plus inférieur, c'est une nervure médiane de feuille qui entraîne les faisceaux latéraux d'une autre feuille (Tanacetum) ; ce sont des feuilles tout entières qu'une autre feuille entraîne (Nardosmia). Ailleurs c'est une portion de racine qui, s'associant à des faisceaux foliaires, devient nervure médiane d'un cotylédon (Calendula, etc.). Ici c'est une tige, qui se substitue de la même façon à une nervure médiane de feuille (lame de Ruscus) ; ou, en se bifurquant à deux nervures latérales (lame de Semele), car c'est une véritable substitution et non une superposition. Là c'est

une feuille qui se substitue à son rameau axillant (pré-feuilles diverses). C'est enfin une fleur tout entière se substituant à une pièce florale ordinaire (fleur composée).

Le *stéréome* offre dans sa puissance et sa localisation des variations en rapport évident avec les affinités dans des groupes étendus. — L'assise plissée qui manque, au moins très généralement, à la tige dans un groupe aussi vaste que les Tubuliflores peut être considérée comme un caractère excellent de filiation. Et pourtant pour le stéréome aussi bien que pour l'endoderme, la moindre influence de milieu se traduit par des différences aussi étendues dans une même tige qu'entre les espèces en apparence les plus distinctes à cet égard. Tout cela prouve que les différences de milieu auxquelles sont évidemment adaptées les différences de structure que nous observons sur une seule plante sont les mêmes auxquelles sont adaptées les différences qui servent à distinguer les plantes entre elles.

Nous voyons les caractères qui passent pour les plus fixes subir de semblables variations. Les cristaux apparaissent dans le *Cacalia repens*. Une tige d'Absinthe possède à tel niveau des canaux oléifères médullaires, tandis qu'elle en est dépourvue dans une partie soumise à des conditions d'existence différentes. Les canaux oléifères se montrent dans la racine de quelques Liguliflores. Ces systèmes qui passent pour si fixes se balancent entre eux, et la présence d'abondantes cellules résinifères suffit pour les exclure de la tige de plusieurs Tubuliflores, tandis que les espèces voisines en sont pourvues. La fleur elle-même, en qui l'on s'attend à trouver une constance absolue dans tous les caractères, puisque c'est sur elle que sont édifiées les classifications, est sujette à des variations étendues dans des familles considérées à bon droit comme bien formées.

Ainsi donc les différences spécifiques répondent aux mêmes règles que les différences individuelles. Il n'est pas un seul caractère d'organisation qui ne traduise, soit quelque besoin, soit quelque conséquence nécessaire de la vie de la plante. Tous sont donc en rapport plus ou moins direct avec le mode d'existence de la plante; tous sont en corrélation avec les conditions de milieu qui ont présidé à l'évolution de chaque élément, de chaque tissu, de chaque système.

Ce n'est pas à dire qu'il n'existe pas de caractères plus fixes les uns que les autres. En tête viennent les caractères floraux, puis les caractères de certains tissus répondant sensiblement à ce que M. Vesque indique comme caractères « phylétiques ». Mais nous tenions à montrer qu'entre ces caractères et ceux que l'on regarde comme dûs à l'adaptation pure, il n'y a aucune différence essentielle; ils sont de même nature.

L'étude des Composées montre que pas un seul des caractères anatomiques n'y est absolument constant, mais que ces caractères présentent une fixité très variable. Les uns correspondent presque à la famille entière, les autres délimitent dans son sein des sous-groupes qui ont une valeur évidente. Il y en a de spécifiques; d'autres sont en rapport avec l'habitat. Il y a dans cet ensemble tous les éléments d'une classification. Mais on peut dire aussi que si, tous les caractères anatomiques étant connus à l'exclusion des caractères floraux, on avait édifié une classification, ni les limites de la famille, ni celles de ses subdivisions ne se seraient confondues avec les limites tracées d'après la fleur.

En résulte-il que les caractères anatomiques profonds aient moins de valeur pour marquer les affinités que les ca-

ractères extérieurs ? Nous croyons le contraire. Cette étude montre en effet que l'apparente unité déduite de quelques caractères extérieurs de premier ordre comme ceux des organes floraux est compatible avec des différences importantes, que les cadres où l'on range d'après eux les végétaux, cadres indispensables pour guider à travers l'indéfinie variété des formes, sont des coupures absolument artificielles, que tous les groupes offrent entre eux des transitions, que les familles les plus naturelles sont des *familles par enchaînement*.

CLASSIFICATION NATURELLE.

La concordance fait défaut entre les divers caractères anatomiques et les caractères floraux. On admet que la fleur nous donne une idée plus exacte de la parenté réelle des végétaux. C'est possible, c'est même probable : la fleur, par son évolution rapide et sa fonction constante échappe à bien des causes de variabilité ; mais c'est à peu près impossible à démontrer. Et que faut-il penser de cette *classification naturelle* que chacun se propose comme le but suprême de la science ? « Former avec les espèces « un système idéal à liaisons invariables tel que la distance « qui sépare deux quelconques d'entre elles soit inversement proportionnelle à la somme de leurs ressemblances « de tout ordre convenablement estimées : tel est, dans « toute sa généralité, l'énoncé du problème (1). » C'est là sans doute un but brillant, mais un but chimérique. L'ensemble des formes de plantes s'étend en nombre indéfini

(1) Ph. Van Tieghem. Aroïdées, *loc. cit.*, p. 73.

dans le temps et dans l'espace. Toutes les formes sont reliées par des transitions insensibles ; et si l'on arrivait à posséder tous les éléments de la classification naturelle, c'est-à-dire à connaître à fond l'ensemble des végétaux qui ont peuplé et qui peuplent la terre, on peut affirmer, vu l'enchevêtrement des caractères connus jusqu'ici, que si on les disposait sous forme d'arbre généalogique dans lequel la hauteur indiquerait le temps, et la divergence de chaque espèce avec sa souche serait inversement proportionnelle à la somme de leurs affinités, on peut affirmer, dis-je, qu'il y aurait une telle intrication, que les rameaux d'une même branche, considérés à un niveau horizontal quelconque représentant l'ensemble des plantes d'une époque, seraient séparés de leurs parents par une quantité de rameaux provenant des branches voisines. Ceux-ci, bien que d'origine différente, sont plus rapprochés de deux rameaux du même tronc que ceux-ci ne le sont entre eux.

L'énoncé même de la classification naturelle, supposant une science indéfinie, démontre que cette classification est irréalisable.

Nous pensons donc que la classification naturelle est une pure utopie, et que les seuls vrais groupements scientifiques sont les classifications pratiques. Par bonheur, la plupart des botanistes, et parmi eux les plus illustres, tout en entrevoyant dans l'avenir le triomphe de la classification naturelle, se sont adressés aux caractères *les plus commodes*, sachant bien que c'était, au moins pour le moment, le seul moyen de faire avancer la science.

CLASSIFICATIONS PRATIQUES.

Le premier but des classifications, c'est de permettre de distinguer les plantes entre elles, de les déterminer; les caractères floraux sont excellents à ce point de vue. Elles se proposent de plus de nous renseigner d'emblée sur un certain nombre de caractères de la plante déterminée. Or la plante, ce n'est pas la fleur, c'est ce corps qui vit, qui végète, qui est construit en vue des diverses conditions de végétation, et dont les caractères se groupent selon ces conditions. Dans des cadres construits selon ces caractères, viennent se ranger des plantes d'origines très diverses. Elles peuvent différer par l'embryon, différer par la fleur; elles concordent par la structure, par les matériaux qui les constituent, par les substances qu'elles élaborent et souvent par les produits qu'elles fournissent à la médecine ou aux arts. Voilà les caractères que négligent les classifications actuelles.

Il résulte de nos recherches que la nature et la fixité relative des caractères anatomiques fournissent tous les éléments d'une classification. La valeur de chaque caractère a été indiquée approximativement; elle ne peut être arrêtée définitivement que par la comparaison de nombreuses familles. D'autre part, cette classification ne cadrera pas avec la classification florale.

Doit-on dire que l'une vaut mieux que l'autre? Non, chacune vaut en raison des services qu'elle peut rendre. Toujours la classification florale guidera les premiers pas dans l'étude des plantes, et c'est à elle qu'on ramènera toutes les autres, non pas parce qu'elle est plus naturelle (fait que je

ne conteste pas d'ailleurs), mais parce qu'elle est la plus simple, la plus claire, la plus commode pour donner une « première approximation » des rapports et des différences que présentent les plantes.

Le plus mauvais service qu'on pourrait rendre à la botanique serait de proposer de faire table rase de cette classification pour la remplacer par d'autres fondées sur des principes, quels qu'ils soient, d'ordre différent. Ce serait se priver de plein gré d'un guide assuré pour se lancer dans les ténèbres. Il suffit d'en appeler à la fécondité de cette méthode pour en démontrer la valeur. Si l'on conservait quelque doute, on achèverait de s'en convaincre en ouvrant les ouvrages anciens de botanique, ou d'autres fort récents où l'illusion d'une classification naturelle, tenant compte de toutes sortes de caractères, fait proposer une nomenclature compliquée, une classification anarchique.

NOMENCLATURE.

Il faut surtout distinguer entre la nomenclature et l'énoncé des caractères. Leur union n'est possible que dans une science qui, comme la chimie, ne considère dans les corps qu'un seul ordre de propriétés. La nomenclature chimique atteint elle-même, en certains cas, une telle complication, qu'on en revient à une appellation vulgaire à côté de la formule scientifique pour divers composés de la chimie organique. Il est facile de se persuader qu'une formule botanique représentant la moindre plante couvrirait des pages entières. Il me suffit, d'ailleurs, de renvoyer à l'essai de M. Vesque (1) plus démonstratif que tout raisonnement.

(1) J. Vesque. L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée. Ann. sc. nat. Bot., 6^e sér., t. XIII, 1882

En cherchant à donner à une plante une désignation indiquant ses caractères essentiels, ce botaniste arrive à des noms de plusieurs lignes, en s'en tenant à un petit nombre des caractères de la feuille.

Il est certain que, plus ou moins fixe, l'espèce a une valeur assez facile à apprécier. On peut diviser sans peine le règne végétal en espèces; les limites sont parfois peu nettes; mais il y a des types spécifiques sur lesquels on tombe facilement d'accord. C'est donc une unité, autant que l'unité est possible en histoire naturelle. Cette unité mérite un nom; et ce nom doit être le même à quelque point de vue que l'on étudie l'espèce. La nomenclature linnéenne a fait ses preuves; elle est la plus pratique; quiconque voudra la perfectionner est certain d'avance de faire un pas en arrière. En dehors de l'espèce, tous les groupements sont totalement artificiels, et leur établissement n'a d'autre règle que leur opportunité. Le genre est un cadre peu naturel; mais le nom générique, simplifiant la nomenclature des espèces, rend à ce point de vue les plus grands services.

CLASSIFICATION ANATOMIQUE.

Si l'on ne doit pas substituer la classification anatomique à la classification florale, nous croyons pourtant que c'est la condamner à l'infériorité que de la subordonner à cette dernière. Il est certain dès à présent que les caractères anatomiques ne concordent pas rigoureusement avec les caractères floraux, si ce n'est dans certaines familles qui sont, comme les Ombellifères, évidemment naturelles, mais isolées. Ils ne concordent pas dans les Composées, famille homogène par la fleur, mais ne possédant pas d'autre caractère constant.

Nous concluons que pour être susceptible d'applications taxonomiques, l'anatomie végétale doit étudier un certain nombre de familles, y indiquer la fixité et la valeur de chaque caractère; puis comparer chacun de ces caractères à ceux des autres familles déjà étudiées. Finalement on aura une nouvelle classification différente de la classification florale et permettant de déterminer les espèces par de tout autres procédés. Mais quel que soit le procédé de détermination, les espèces, une fois désignées par leur nom linéen, seront rapportées à la place qui leur convient dans la classification basée sur la fleur, classification qui restera toujours seule capable de donner une idée nette des rapports généraux des plantes. Il est certain, d'ailleurs, que les caractères anatomiques viendront de temps à autre préciser les rapports des espèces entre elles, comme nous l'avons indiqué pour le *Mulgedium*.

Nous nous croyons donc en droit d'affirmer que l'anatomie est capable de donner aux déterminations de plantes incomplètes, comme beaucoup de drogues simples ou de débris fossiles, la même rigueur, la même valeur scientifique que les caractères floraux.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.

	Pages.
PLACE DE L'ANATOMIE VÉGÉTALE PARMI LES SCIENCES MÉDICALES...	5
Botanique micrographique.....	7
Histologie, Anatomie.....	8
L'emploi des caractères anatomiques est possible.....	9
Il est utile.....	12

CHAPITRE PREMIER.]

DES CARACTÈRES ANATOMIQUES.....	13
Différenciation anatomique.....	14
Divisions de l'anatomie.....	16
Valeur respective des membres.....	17
Tige. Caractères anatomiques essentiels.....	19
Origine de la tige principale. Tigelle.....	22
Origine des branches.....	27
Régions de la tige.....	28
Systèmes de la tige.....	31
<i>Division de l'étude de la tige des Composées.....</i>	<i>32</i>

CHAPITRE II.

ÉPIDERME.....	34
A. — Répartition.....	35
B. — Histologie.....	35
Tableau des poils mécaniques.....	37
Tableau des poils glanduleux.....	40
C. — Anatomie.....	41
Cellules épidermiques.....	41
Stomates.....	42
Poils.....	46

CHAPITRE III.

ÉCORCE.....	52
A. — <i>Limites de l'écorce et de ses trois zones</i>	52
B. — <i>Exoderme</i>	54
Relations avec l'écorce.....	55
Relations avec l'autoderme.....	56
Liège.....	57
Système sécréteur.....	58
C. — <i>Autoderme</i>	60
Stéréome.....	60
Système subéreux.....	61
Systèmes sécréteurs.....	65
D. — <i>Endoderme</i>	72
Histologie et physiologie.....	76
Anatomie.....	85

CHAPITRE IV.

CYLINDRE CENTRAL.....	92
A. — <i>Limite du cylindre central et de ses deux zones</i>	92
B. — <i>Péricycle</i>	93
Péricycle rhizogène.....	94
Péricycle générateur de formations secondaires.....	94
Péricycle s'organisant immédiatement :	
a, sclérogène.....	96
b, galactogène.....	98
C. — <i>Autocycle</i>	98
§ 1. — <i>Faisceaux normaux</i>	98
Histologie.....	99
Anatomie.....	106
Limites vasculaires de la tige.....	108
Tiges à feuilles unispiralées.....	109
Tiges à feuilles verticillées.....	116
§ 2. — <i>Faisceaux surnuméraires</i>	119
§ 3. — <i>Cambium</i>	122
§ 4. — <i>Système de soutien</i>	127
§ 5. — <i>Système sécréteur</i>	127
§ 6. — <i>Moelle</i>	131

CHAPITRE V.

INSERTION DES FEUILLES.....	133
Passage de la disposition spiralée à la disposition verticillée.....	135

Retour par concrescence de la disposition verticillée à la dis-	
position spiralee.....	13
Rôle de l'endoderme.....	144

CHAPITRE VI.

INSERTION DES TIGES.....	146
A. — <i>Généralités</i>	146
B. — <i>Insertion vasculaire</i>	149
Gemmaires indépendants.....	151
Gemmaires et foliaire concrescents.....	155
Bourgeons agrégés.....	158
Concrescence permanente du bourgeon et de la feuille.....	165
Anomalies.....	166
Calathide.....	171
Jonction des faisceaux gemmaires et caulinaires.....	173
C. — <i>Conclusion</i>	175

CHAPITRE VII.

INSERTION DES RACINES.....	177
A. — <i>Conditions anatomiques de la tige rhizogène</i>	177
B. — <i>Raccord des systèmes radicaux et caulinares</i>	180
§ 1. — <i>Racine terminale</i>	180
Faisceaux conducteurs.....	180
Endodermes.....	190
Péricycles.....	193
Systèmes sécréteurs.....	195
§ 2. — <i>Racines latérales</i>	200

CHAPITRE VIII.

ORIGINE DE LA DIFFÉRENCIATION ANATOMIQUE.....	206
A. — <i>Tendances individuelles</i>	209
B. — <i>Milieux</i>	209
§ 1. — <i>Milieu externe</i>	211
§ 2. — <i>Milieu interne</i>	216
Appareil contentif.....	217
Appareil protecteur.....	222
Appareil de soutien.....	223
Appareil sécréteur.....	234
C. — <i>Récapitulation</i>	237

CHAPITRE IX.

APPLICATIONS TAXONOMIQUES.....	239
A. — <i>Subordination des caractères</i>	239
Caractères dominateurs.....	239
Caractères secondaires.....	242
Caractères traduisant indifféremment les affinités ou les in- fluences directes du milieu.....	243
Les caractères, en apparence les plus fixes, se laissent rame- ner à cette dernière catégorie.....	246
Résumé.....	247
B. — <i>Classification naturelle</i>	248
C. — <i>Classifications pratiques</i>	250
Nomenclature.....	251
D. — <i>Classification anatomique. Conclusion</i>	252

QUESTIONS PROPOSÉES PAR LA FACULTÉ

1° *Chimie*. — Des phosphates. Leur rôle dans l'économie. Leur dosage dans les urines.

2° *Physique*. — Tension des gaz et des vapeurs. Évaporation en général; évaporations à la surface du corps humain en particulier.

3° *Histoire naturelle médicale*. — Du bactérium termo. Expériences sur sa vitalité.

4° *Anatomie*. — Glandes de l'estomac.

5° *Histologie*. — Tissu musculaire.

6° *Physiologie*. — Des altérations du globe oculaire consécutives à la section du trijumeau.

7° *Pathologie et Clinique externes*. — Des abcès de la fosse iliaque.

8° *Pathologie et Clinique internes*. — Des maladies du tube digestif.

9° *Anatomie pathologique*. — Du goître colloïde.

10° *Thérapeutique*. — Le salicylate de soude et les médicaments salicyliques sont-ils antipyrétiques.

11° *Médecine opératoire*. — Des différents modes d'extirpation des kystes sébacés.

12° *Accouchements*. — De l'opération césarienne ou gastro-hystérotomie.

13° *Hygiène*. — Influence de l'air comprimé sur la circulation sanguine.

14° *Médecine légale*. — Des règles de l'autopsie. Indiquer spécialement le mode d'ouverture du cœur.

Vu par le président de la thèse
TOURDES.

Vu, bon et permis d'imprimer,
Le recteur de l'Académie de Nancy,
MOURIN.

